ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 64

7

ИЮЛЬ



«НАУКА»

ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

1979

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ · ТОМ 64 (1979) № 7

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Э. Г. Рабинович* и *Т. Г. Эдельман*

Сдано в набор 10.04.79. Подписано к печати 26.06.79. М-27189. Формат бумаги 70×108¹/₁₆. Бумага № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Печ. л. 9¹/₂ + 4 вкл. (¹/₂ печ. л.) = 14 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 15.98. Тираж 2636. Тип. зак. 279.

Издательство «Наука», Ленинградское отделение
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК 582.26 : 551.482.4 (47+57)

И. В. Макарова, С. И. Генкал, Г. В. Кузьмин

ВИДЫ РОДА *THALASSIOSIRA* Cl. (*BACILLARIOPHYTA*), НАЙДЕННЫЕ В КОНТИНЕНТАЛЬНЫХ ВОДОЕМАХ СССР

I. V. MAKAROVA, S. I. GENKAL, G. V. KUZMIN. SPECIES OF THE GENUS *THALASSIOSIRA* CL. (*BACILLARIOPHYTA*), FOUND IN CONTINENTAL WATERBODIES OF THE U. S. S. R.

Приводятся диагнозы семи видов рода *Thalassiosira* Cl., обнаруженных в пресных водоемах. Среди них один вид, новый для науки, остальные представляют научный интерес в таксономическом и географическом аспектах. Для каждого вида даны их описания, местонахождение и общее географическое распространение в СССР и за рубежом.

В настоящее время известно около 100 современных видов *Thalassiosira*, большинство которых обитает в неритической зоне морей и океанов. В основном это типичные морские виды, хотя многие из них являются эвригалинными (Макарова, 1971). Некоторые виды этого рода в большом количестве развиваются также в опресненных участках морей, особенно весной и осенью, при достаточном содержании биогенов в воде и небольшой солености, не превышающей 12—13‰ (Прошкина-Лавренко, 1955, 1963; Прошкина-Лавренко, Макарова, 1968). Это или солоноватоводные или морские по происхождению, но очень эвригалинные виды.

Одиннадцать видов данного рода известны как пресноводные или пресноводно-солоноватоводные. Из них 7 видов были описаны из пресных озер или рек (Hustedt, 1926, 1956, 1957; Hasle, 1978), четыре — из прибрежных опресненных участков морей, а впоследствии они обнаружены в пресных водах (Stoermer, Jang, 1969; Lowe, Busch, 1975; Макарова и др., 1976; Belcher, Swale, 1977; Hasle, 1978).

Приведенные в настоящей статье 7 видов *Thalassiosira* по отношению к солености являются пресноводно-солоноватоводными или солоноватоводно-морскими; они были найдены нами в пресных водоемах со значительной минерализацией воды. Среди них один вид, новый для науки, два — недавно описанных (Hasle, Fryxell, 1977; Hasle, 1978); последние впервые приводятся для водоемов Советского Союза, остальные представляют интерес в таксономическом, номенклатурном и географическом аспектах.

Шесть видов принадлежат к секции *Thalassiosira* — самой молодой в этом роде — и только один вид *T. incerta* относится к наиболее древней секции *Tangentales* Makar.

Материалом для исследования послужили сборы авторов, а также пробы и микрофотографии, полученные Н. И. Караевой, В. И. Михайловым, Н. А. Леговиtermin, Т. А. Чекрыжевой, которым выражаем свою признательность за предоставленные образцы.

Изучение структуры панцирей исследуемых видов проводилось на трансмиссионных микроскопах марок Tesla BS613 при ускоряющем напряжении 80 кв, Tesla BS242B и Tesla BS242E при ускоряющем напряжении 40—60 кв.

1. Thalassiosira proschkinae Makar. sp nov.

(рис. 1, *1—7* — см. вклейку)

Cellulae a cingulo cylindricae. Frustula tenuia anulo intercalari praedita. Valvae orbiculares subconvexae, 3—4 mkm in diam. Areolae irregulares et regulares, quinque-et sexangulares, interdum protractae, in seriebus radialibus dispositae, 2.5—3 pro 1 mkm (fig. 1, *1—5*), centro majores ad marginem deminutae vel elongatae. Foramina lata. Cribrum multiporosum, poris 21—23 pro 1 mkm. Fultoportula centralis poris duobus contiguis praedita, ad limitem limbi fultoportulae marginales 4—7 anulum formantes, tubulis interiore atque exteriore brevibus, poris contiguis praeditis (fig. 1, *6*). Rimoportula unica, minutissima, prope centrum valvae disposita, a fultoportula centrali areola una minore sejuncta (fig. 1, *7*). Limbus humilis, structura ex areolis elongatis 5—6 pro 1 mkm.

Typus: URSS, Mare Maeoticum, 24 VIII 1962, e collectione A. I. Proschkinae-Lavrenko. In Herbario Instituti Botanici Acad. Sci. URSS (Leningrad) conservatur.

Species nostra *T. profundae* ob valvas minutissimas (in *T. profunda* 1.9—2.8 mkm) et fultoportulas marginales (in *T. profunda* 4—5) similis est, a qua tamen areolarum numero et rimoportulae dispositione differt.

Клетки с пояска цилиндрические. Панцирь нежный, тонкоокремненный, со вставочным ободком (рис. 1, *1*). Створки круглые, слегка выпуклые, 3—4 мкм в диам. Ареолы неправильной и правильной формы, пяти- или шестиугольные, иногда вытянутые, расположенные в радиальных рядах, 2.5—3 ареолы в 1 мкм (рис. 1, *1—5*). В центре створки ареолы более крупные, к краю уменьшаются в размерах или становятся удлиненными. Наружное отверстие ареолы широкое. Крибрум с многочисленными порами, 21—23 в 1 мкм. В центре створки один подпертый вырост с двумя сопутствующими порами на внутренней поверхности створки (рис. 1, *7*). На границе с загибом створки одно кольцо краевых подпертых выростов, 4—7 на створке, с короткой наружной и внутренней трубками, имеющих на внутренней поверхности створки по 4 сопутствующих поры (рис. 1, *6*). Щелевидный вырост один, очень маленький, расположенный близ центра створки и отделенный от центрального подпертого выроста одной, меньшего размера ареолой (рис. 1, *7*). Загиб створки невысокий, со структурой из удлиненных ареол, 5—6 в 1 мкм.

Тип. СССР, Азовское море, 24 VIII 1962, коллекция А. И. Прошкиной-Лавренко. Хранится в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде.

Распространение. В СССР — Каспийское море, у восточного побережья к северу от Казахского залива; оз. Аджикабул (Азербайджан).

Этот вид принадлежит к группе мелких видов: *T. mala* Takano, *T. pseudonana* Hasle et Heimdal, *T. profunda* (Hendey) Hasle из секции *Thalassiosira*, характеризующихся чрезвычайно малыми размерами клеток, одним кольцом немногочисленных краевых подпертых выростов и одним центральным подпертым выростом, расположенным не в самом центре створки; отличается от них положением щелевидного выроста, который у изученного вида находится близ центра створки, а у сравниваемых видов — среди краевого кольца подпертых выростов. Наибольшее сходство обнаруживает с *T. profunda*, которая имеет также чрезвычайно малые размеры створок (1.9—2.8 мкм), 4—5 подпертых выростов и один щелевидный вырост, но отличается количеством ареол в 1 мкм и положением щелевидного выроста.

2. *Thalassiosira conferta* Hasle

(рис. 1, *8, 9*)

Hasle, Fryxell, 1977 : 239—244, fig. 1—23.

Клетки с пояска высокоцилиндрические, восьмиугольные. Панцирь с 1—2 вставочными ободками и многочисленными соединительными ободками. Створковый ободок с хорошо окремненным краем и структурой из мелких ареол, чередующихся с ребрами. Створки круглые, с вогнутым центром, 12.5 мкм в диам. Ареолы неправильной и правильной формы, расположены в радиальных рядах, 18 ареол в 10 мкм. В центре створки несколько мелких ареол, к которым примыкает один подпертый вырост. По краю створки на границе с загибом по обе стороны от цетрального подпертого выроста имеется по два краевых подпертых выроста, два из них сближены и между ними находится очень маленький щелевидный вырост (рис. 1, *9*), два других подпертых выроста, расположенных с противоположной стороны на створке, находятся на значительном расстоянии друг от друга. Подпертые выросты с длинной наружной трубкой и четырьмя сопутствующими порами с внутренней поверхности створки. Загиб створки высокий, со структурой из мелких радиальных ареол, 23—24 в 10 мкм (рис. 1, *8, 9*).

Примечание. Хасле (Hasle, Fryxell, 1977) указывает, что центральный подпертый вырост примыкает к центральной ареоле, обычно более крупной и имеющей неправильную форму. На створке расположено различное число краевых подпертых выростов, от 3 до 14, в зависимости от диаметра створки, который варьирует от 3.5 до 23 мкм. У створок с большим диаметром наблюдалось пучковатое расположение ареол.

Наш экземпляр имеет еще различие в количестве ареол на створке. Так, по данным Хасле их больше — 25—27 в 10 мкм. Следует еще отметить, что у нашего экземпляра два сближенных краевых подпертых выроста имеют более пяти сопутствующих пор на внутренней поверхности створки (рис. 1, *9*).

Морской вид, распространен от северных широт до субтропиков.

Найден в минерализованном тундровом озере на п-ове Таймыр, сентябрь, 1974 г., коллектор В. И. Михайлов.

Распространение. Вне СССР — в Вест-Фьорде, Тронхеймс-Фьорде, Осло-Фьорде, Северной Атлантике, у берегов северо-западной Африки, северной части Тихого океана, у Калифорнии.

3. *Thalassiosira pseudonana* Hasle et Heimdal

(рис. 2, *1—8*; рис. 3, *1—7* — см. вклейки)

Hasle, Heimdal, 1970 : 565, fig. 27—38; Paasche, 1973, fig. 4; Hasle, 1976 : 105—108, fig. 11—16; Макарова, 1976 : 1591, табл. V, *1—8*. — *Cyclotella nana* Hustedt, 1957 : 212, fig. 1, 2; Takano, 1964 : 49, fig. 1, 2.

Клетки очень мелкие, иногда заключенные в слизь. Панцирь очень тонкий. Створки плоские, 2.2—7.2 мкм в диам. Структура из радиальных ребер, 5—7 в 1 мкм, у края створки ребра дихотомически разветвляются. Базальный кремнеземный слой створки с неправильно расположенными порами или образующими радиальные ряды. На $^1/_2$ или $^1/_3$ радиуса створки находится центральный подпертый вырост (рис. 3, *3*), обычно отсутствующий у пресноводных экземпляров. Центр створки обычно окружен кремнеземным кольцом неправильной формы (рис. 2, *1, 3, 4*; рис. 3, *1, 4*). На границе с загибом створки кольцо краевых подпертых выростов, число которых чрезвычайно изменчиво — от 5 на створке до 5—12 в 10 мкм. Наружная часть подпертых выростов больше, чем внутренняя, у краевых подпертых выростов трубка с внутренней поверхности окружена четырьмя сопутствующими порами (рис. 2, *7*; рис. 3, *6*), у центрального — двумя порами (рис. 3, *3*). Щелевидный вырост один, очень маленький (рис. 2, *8*; рис. 3, *7*), имеет округлую щель на внутренней поверхности, расположен в краевом кольце среди подпертых выростов, обычно ближе к одному из двух соседних выростов. Загиб створки относительно высокий со структурой такой же, как на створке (рис. 2, *1—8*; рис. 3, *1—4*).

Солоноватоводный вид.

Найден в Пертозере (Карелия); Пестовском водохранилище (Московская обл.); волжских водохранилищах: Иваньковском (при *t* 17°, прозрачности воды 110 см), Саратовском (при *t* 21°, прозрачности 100 см); низовье Волги (при *t* 17.8°, прозрачности 65—100 см); притоках Волги —

реках Сура (при t 12.6°), Ока (при t 18.5°, прозрачности 65 см); оз. Севан (Армения), оз. Соленый Ясхан (Туркмения).

Распространение. В СССР — Черное море; вне СССР — р. Везер (ФРГ) и прибрежные воды европейских морей.

4. *Thalassiosira guillardii* Hasle
(рис. 3, *8—10*)

Hasle, 1978 : 274—278, fig. 28—50. — *Cyclotella nana* Hust., clone 7—15, Guillard et Ryther, 1962, fig. 2 A, B. — *Thalassiosira* sp. Belcher et Swale, 1977, fig. 3, 4.

Клетки с пояска четырехугольные, мелкие, одиночные. Панцирь тонкий. Створки плоские, 8—17 мкм в диам. Кремнеземный базальный слой с радиальными, отчасти нерегулярными рядами пор. Наружная поверхность створки слегка возвышена кремнеземными ребрами различной ширины. В центральной части створки ребра радиальные, к краю дихотомически разветвленные или образующие нерегулярные круги, 3—4 ребра в 1 мкм. На поверхности створки примерно на $^1/_2$—$^1/_3$ радиуса 0—3 подпертых выроста с 2—4 сопутствующими порами на внутренней поверхности створки. На загибе створки одно кольцо регулярно расположенных подпертых выростов, 8—10 в 10 мкм, их наружная трубка длиннее внутренней, окружена 4 сопутствующими порами. Щелевидный вырост один, расположен в одном кольце с подпертыми выростами и занимает место одного из них, его внутренняя щель прямоугольная. Загиб створки из мелких ареол или прямых радиальных ребер, 5—8 в 1 мкм. Иногда на границе между поверхностью створки и загибом наблюдается одно кольцо гранул.

Солоноватоводный вид, обитающий в морских и солоноватых прибрежных водах.

Найден в Пертозере (Карелия); Саратовском водохранилище (при t 15.8°, прозрачности 70 см), низовье Волги (при t 17.1°, прозрачности 65 см); в реках Оке (при t 18.5°, прозрачности 60 см) и Суре (при t 12.6°); оз. Севан.

Распространение. Вне СССР — Финский залив, Токийский залив, в притоках р. Везер (ФРГ), в реках северной части оз. Огайо, оз. Эри.

Примечание. Этот вид по морфологической структуре и экологии очень близок к *Thalassiosira pseudonana* Hasle et Heimdal. Основное их различие — в количестве краевых подпертых выростов, форме щели у щелевидного выроста и структуре загиба створки. Первые два признака обусловлены, возможно, величиной створок, которые у *T. guillardii* более крупные. Это определяет большее количество краевых подпертых выростов и вытянутость щели. Ранее (Hasle, Fryxell, 1977 : 240, fig. 7, 23) было указано, что у *T. conferta* Hasle створки с большим диаметром имеют также большее количество подпертых выростов. Поэтому на основании существующих морфологических отличий между этими двумя видами, вероятно, пока преждевременно возводить их в самостоятельный таксономический ранг на уровне видовой категории. До сих пор *T. guillardii* считали экологической расой *T. pseudonana*. По нашим данным, эти два вида обитали вместе. В этой связи требуется еще экологическое изучение этих видов, а пока более целесообразно *T. guillardii* рассматривать на уровне внутривидовой категории от *T. pseudonana*.

5. *Thalassiosira weissflogii* (Grun.) G. Fryxell et Hasle
(рис. 4, *1*, *2* — см. вклейку)

Fryxell, Hasle, 1977 : 68—72, fig. 1—15. — *Micropodiscus weissflogii* Grunow in Van Heurck, 1880—1885 : 231. — *Thalassiosira fluviatilis* Hustedt 1926 : 565, fig. 1—4; Hasle, 1962 : 151—154, tab. 1, *1—4*, tab.2, *5—9*; Dweltz, Colvin, 1968 : 1049—1052, fig. 1, Fryxell, 1975 : 101—

106, tab. 27, a—i; Макарова, 1976 : 1591, табл. 3, *1—6*. — *T. fluviatilis* f. *mangrovii* Manguin, in: Bourelly et Manguin, 1952 : 35, tab. 1, *6* а, в.— *T. hustedtii* Poretzky et Anissim. Порецкий, Анисимова, 1933 : 47, табл. 9, *2*. — *T. hustedtii* var. *vana* Makar. et Pr.-Lavr. Макарова, Прошкина-Лавренко, 1964 : 39, рис. 5.

Клетки в виде барабана, образуют короткие цепочки. Панцирь со вставочными ободками. Створки почти плоские, 13—20 мкм в диам. Структура из различных ребер, 32—38 в 10 мкм или с мелкой сеткой в виде перекрестного жилкования. В центре створки неправильное кольцо или группа из нескольких центральных подпертых выростов. На границе с загибом створки кольцо из краевых подпертых выростов, 12—14 в 10 мкм, расположенные очень равномерно. Наружная часть подпертых выростов больше, чем внутренняя. Щелевидный вырост один, расположен среди краевого кольца подпертых выростов, посредине между двумя соседними подпертыми выростами. По величине щелевидный вырост крупнее подпертых выростов (рис. 4, *2*). Загиб створки довольно высокий, его структура из слабо развитой сетки ареол.

Широко распространенный пресноводно-солоноватоводный вид.

Обнаружен в Иваньковском водохранилище, при t воды 16.3°, прозрачность — 100 см, в р. Нил.

Распространение. В СССР — Каспийское море, Мингечаурское водохранилище, соленые озера Старой Руссы, реки Украины; вне СССР — Мексиканский залив, залив Микава (Япония), Осло-Фьорд, южное побережье Англии, реки Везер, Варра, Вюмме (ФРГ), водоемы Португалии, Сингапура и Калифорнии.

6. *Thalassiosira lacustris* (Grun.) Hasle

Hasle, Fryxell, 1977 : 40. — *Coscinodiscus lacustris* Grunow in: Cleve et Grunow, 1880 : 114; Meunier, 1910 : 274, tab. 30, 33, 34; Hustedt, 1928 : 432, fig. 235. — *C. lacustris* var. *genuinus* Cleve-Euler, 1942 : 249, fig. 13. var. *lacustris* (рис. 4, *3—8*).

Клетки одиночные. Панцирь довольно сильно окремненный. Створки круглые, с небольшой тангентальной волнистостью, 12.5—19 мкм в диам. Ареолы густо расположенные, в радиальных рядах, 15—16 в 10 мкм, с небольшим наружным отверстием (рис. 4, *7*) и с густо расположенными порами на крибрум (рис. 4, *5*). Ближе к краю створки вклиниваются короткие ряды ареол. На $^1/_2$ радиуса створки по обе стороны от центра расположены две группы подпертых выростов, в одной группе 1—2 выроста, во второй — 4—5, с очень короткой наружной трубкой. По краю створки кольцо отчетливых, равномерно расположенных краевых подпертых выростов, 12 в 10 мкм, разделенных между собой одной ареолой. Наружная часть краевых подпертых выростов больше, чем внутренняя. Загиб створки очень низкий, из коротких радиальных ребрышек.

Примечание. Наши экземпляры по морфологии занимают промежуточное положение между var. *lacustris* и var. *septentrionalis* Grun. По количеству структурных элементов они ближе к первой разновидности, но отсутствует внутреннее кольцо подпертых выростов, характерное для этой разновидности.

Пресноводно-солоноватоводный эвригалинный вид, широко распространенный в прибрежном морском планктоне, солоноватых и пресных континентальных водоемах.

Обнаружен в Пертозере (Карелия) и в нижней Волге, при t 24°, прозрачности 90 см.

Распространение. В СССР — Карское, Печорское, Берингово, Черное, Азовское, Каспийское моря. Финский залив, озера Ильмень, Балхаш, водоемы Туркмении, реки Даугава, Днепр, Аму-Дарья, Урал, Амур; вне СССР — в прибрежных водах всех европейских морей, в солоноватых и совсем пресных водоемах бореальной зоны.

7. *Thalassiosira incerta* Makar.
(рис. 5, *1—9* — см. вклейку)

Макарова, 1961 : 50, табл. I, *9—16*; Прошкина-Лавренко, Макарова, 1968 : 150, рис. 37, *6*, *7*, табл. II, *1—5*; Макарова, Кузьмин, Рябкова, 1976 : 29, табл. I, *1—5*; Макарова, 1977 : 908, табл. II, *1—10*; табл. III, *1—9*; Hasle, 1978 : 269—274, fig. 12—27.

Клетки в виде низкого цилиндра, образуют цепочки из 2—4 клеток. Створки почти плоские, 11.4—33 мкм в диам. Ареолы расположены в тангенциальных и радиальных рядах, с тенденцией к образованию пучков или в прямых почти линейных рядах. Ареолы неодинаковой величины: в центре створки более мелкие и редко расположенные, 10—16 ареол в 10 мкм, к периферии они более крупные и чаще расположенные, 16—20 в 10 мкм. Наружное отверстие ареол неправильно округлое, часто с нитевидными радиальными выростами. Крибрум с 20 порами в 1 мкм. В центре створки вокруг малой центральной ареолы расположены 3—6 подпертых выростов, имеющих снаружи отверстия, а с внутренней поверхности створки — короткую трубочку. Краевые подпертые выросты очень маленькие, 3—4 в 10 мкм, образуют кольцо на загибе створки, их наружная часть в виде короткой трубочки, немного превышающей их внутреннюю часть. На границе с загибом створки кольцо довольно крупных шипов, около 1 мкм дл., расположенных неравномерно, 5—8 шипов в 10 мкм. Щелевидный вырост один, довольно крупный, расположен в одном кольце с шипами. Загиб створки невысокий, со структурой из мелких ареол, находится в косо пересекающихся рядах, 16—20 в 10 мкм.

Солоноватоводный, эвригалинный и эвритермный вид.

Найден в Пертозере, оз. Белом (Вологодская обл.) (при 9.8—19.2°, прозрачности воды 55—120 см, pH 7.6—7.7), Саратовском водохранилище: низовье Волги (при *t* 20.7—24°. прозрачности 90 см, pH 7.68), р. Нил.

Распространение. В СССР — Каспийское, Азовское, Аральское моря; в волжских водохранилищах — Куйбышевском, Волгоградском; р. Каме; вне СССР — реки Калифорнии, Миссисипи, оз. Эри.

ЛИТЕРАТУРА

Макарова И. В. 1961. Новые виды диатомовых водорослей сем. *Coscinodiscaceae* из Северного Каспия. Бот. мат. Отд. споров. раст. БИН АН СССР, 14. — 1971. К биогеографии рода *Thalassiosira* Cl. Бот. ж., 56, 10. — 1976. Морфологическая изменчивость панциря некоторых видов рода *Thalassiosira* Cl. и ее таксономическое значение. Бот. ж., 61, 11. — 1977. Новые данные о роде *Thalassiosira* Cl. (*Bacillariophyta*) из Азовского моря. Бот. ж., 62, 6.

Макарова И. В., Г. В. Кузьмин, Л. П. Рябкова. 1974. Новые данные о тонкой структуре панциря *Thalassiosira incerta* Makar. и *Stephanodiscus tenuis* Hust. (*Bacillariophyta*). Нов. сист. низш. раст., 13.

Макарова И. В., А. И. Прошкина-Лавренко. 1964. Новые диатомовые водоросли в планктоне Каспийского моря. Нов. сист. низш. раст., 1.

Порецкий В. С., Н. В. Анисимова. 1933. Материалы к экологии диатомовых Старорусских соленых водоемов. Исслед. озер СССР, 2.

Прошкина-Лавренко А. И. 1955. Диатомовые водоросли планктона Черного моря. — 1963. Диатомовые водоросли планктона Азовского моря.

Прошкина-Лавренко А. И., И. В. Макарова. 1968. Водоросли планктона Каспийского моря.

Belcher J. H., E. M. F. Swale. 1977. Species of *Thalassiosira* (diatoms, *Bacillariophyceae*) in the plankton of English rivers. Brit. Phycol. J., 12.

Bourelly P., E. Manguin. 1952. Algues d'eau douce de la Guadaloupe et dependances. Centre Nat. Rech. Sci., Soc. d'Ed. d'Enseignement Superier, 99.

Cleve-Euler A. 1942. Coscinodisci et Thalassiosirae Fennosueciae. Bot. notiser.

Cleve P. F., A. Grunow. 1880. Beiträge zur Kenntnis der arctischen Diatomeen. Kongl. svenska Vetensk. Akad. Handl., 17.

Dweltz N. E., J. Colvin. 1968. The structure of the diatom *Thalassiosira fluviatilis*. Canad. J. Microbiol., 14, n. 10.

Fryxell G. A. 1975. Morphology, taxonomy and distribution of selected diatom species of *Thalassiosira* Cleve in the Gulf of Mexico and antarctic waters.

Fryxell G. A., G. R. Hasle. 1977. The genus *Thalassiosira*: some species with a modified ring of central strutted processes. Nova Hedw., Beih., 54.

Guillard R. R. L., J. H. Ryther. 1962. Studies of marine planctonic diatoms. I. *Cyclotella nana* Hustedt and *Detonula confervaceae* (Cleve) Gran. Canad. J. Microbiol., 8.

Hasle G. R. 1962. The morphology of *Thalassiosira fluviatilis* from the polluted inner Oslofjord. Nytt. Mag. Bot., 9. — 1976. Examination of diatom type material: *Nitschia delicatissima* Cleve, *Thalassiosira minuscula* Krasske and *Cyclotella nana* Hustedt. Br. Phycol. J., 11. — 1978. Some freshwater and brackish water species of the diatom genus *Thalassiosira* Cleve. Phycol., 17 (3).

Hasle G. R., G. A. Fryxell. 1977. The genus *Thalassiosira*: some species with a linear areola array. Nova Hedw., Beih., 54.

Hasle G. R., B. R. Heimdal. 1970. Some species of the centric diatom genus *Thalassiosira* studied in the light and electron microscopes. Nova Hedw., Beih., 31.

Hustedt F. 1926. *Thalassiosira fluviatilis* nov. spec. eine Wasserblute im Wesergebiet. Ber. deutsch. bot. Ges., 43 (10). — 1928. Die Kieselalgen Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. Kryptogamenflora, 7 (1). — 1956. Diatomeen aus dem Lago de Maracaibo in Venezuela. Ergebn. Dt. limnol. Venezuela-Exped., 1952, 1. — 1957. Die Diatomeenflora des Flussystems der Weser im Gebiet der Hansestadt Bremen. Abh. naturw. Verm. Bremen, 34.

Lowe R. L., D. E. Busch. 1975. Morphological observations on two species of the diatom genus *Thalassiosira* from freshwater habitats in Ohio. Thas. Am. Micros. Soc., 94.

Meunier A. 1910. Microplancton des mers de Barents et de Kara. Due d'Orleans, Campagne Arctique de 1907. Brussels.

Paasche E. 1973. Silicon and ecology of marine plankton diatoms. I. *Thalassiosira pseudonana* (*Cyclotella nana*) grown in a chemostat with silicate as limiting nutrient. Mar. Biol., 19.

Stoermer E. F., J. J. Jang. 1969. Plankton diatom assemblages in Lake Michigan. Univ. Michigan, Great Lake Res. Dis., Spec. Rep., 47.

Takano H. 1964. Diatom culture in artifical Sea water. II. Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab., 38.

Van Heurck H. 1880—1885. Synopsis des Diatomees de Belgique.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Институт биологических проблем Севера,
Магадан.

Получено 6 II 1979.

SUMMARY

Among approximately 100 now known contemporary *Thalassiosira* species, II are freshwater and mesohalobious species. The paper presents 7 species of this genus we have found in freshwater continental waterbodies of the USSR, one new species among them.

УДК 581.526.53 (470.57+470.41+470.43+470.53+470.56+470.54)

В. Д. Авдеев

КАМЕНИСТАЯ СТЕПЬ ПРИУРАЛЬЯ

V. D. AVDEEV. STONY STEPPE OF CIS-URAL TERRITORY

В результате многолетнего изучения флоры и растительности Приуральской каменистой степи определен ее ареал, выявлен общий видовой состав группировок, дана их эколого-фитоценотическая характеристика. Установлен также состав характерных для этой группировки видов. Дается новая схема классификации этой растительности. Обсуждается вопрос о причинах существования чрезвычайно своеобразной растительности каменистой степи в Приуралье и о возникновении ее группировок на новых местонахождениях и взаимоотношении их с соседними ассоциациями других типов растительности.

Термин «каменистая степь» был введен в науку С. И. Коржинским (1888), применившим его впервые к открытой им близ с. Новошешминск Казанской губернии (теперь — Татарская АССР) весьма своеобразной растительности, которая, по его мнению, не имела «связи с растительностью территории».

Однако, с современной точки зрения, этот термин нельзя признать удачным. Так называемая каменистая степь — это не степь в современном ботаническом понимании, так как в ее ассоциациях преобладают не злаки, обычные для степей, а полукустарнички и многолетнее ксерофильное разнотравие, что сближает ее с формациями полупустыни. Наличие «каменистости», т. е. крупнообломочных продуктов разрушения коренных пород, не является необходимым условием ее существования.

Тем не менее этот термин привился и порой излишне широко применяется к самым различным группировкам ботаниками, полагающими, по-видимому, что самым характерным для каменистой степи признаком является «каменистость» любого субстрата, а не ее растительность (Карамышева, 1960, и др.), что, разумеется, неверно. Кроме прочего, каменистость субстрата — признак вообще весьма неопределенный: продукты разрушения кислых и основных, темно- и светлоокрашенных пород должны создавать совершенно различные экологические условия, и тем не менее здесь могут произрастать сходные группировки каменистой степи. Эта растительность в отдельных случаях встречается на более или менее развитых почвах.

Совсем нельзя признать удачным определение этой растительности как «кальцефильной», так как в Западном Приуралье она встречается на породах, содержащих не чистый кальций, а его соединения — карбонаты кальция, а также и магния (иногда последние преобладают в доломитах). Но не точно относить ее и к «карбонатофильным» (Авдеев, 1948), так как уже на Южном Урале она отмечена также на алевролитах и аргиллитах, а на восточном склоне Урала — и на порфиритах. На подобное разнообразие субстратов, на которых встречается эта группировка, обращали внимание еще П. Н. Крылов (1876) и А. Я. Гордягин (1900).

Очевидно, что в условия существования каменистой степи, кроме известных, входит какой-то не учтенный до сих пор фактор, действующий в данном пункте локально.

Однако привычный термин «каменистая степь» как исторически укоренившийся менять не рационально — полезнее уточнить границы его применения. Излишняя пестрота в терминологии часто затрудняет понимание сущности вопроса, поэтому я предпочитаю сохранить термин «каменистая степь» и в данной работе.

Участки каменистой степи, часто небольшие — в несколько квадратных метров по площади — вследствие преобладания в их составе ксерофильного разнотравья и полукустарничков наряду со злаками ближе всего стоят к полупустынным группировкам, имеющим интразональный характер распространения. Я не могу согласиться с рядом исследователей (Лавренко, 1940, и др.), квалифицирующих каменисто-степные группировки лишь как «петрофильные варианты» различных степей. Это столь же неправомерно в фитоценологическом отношении, как и отнесение самих степных группировок в разряд лугов. Конечно, резких границ между пограничными группировками каменистых степей и степей настоящих нет, но ведь не существует таковых и между степями и суходольными лугами, и т. д. Справедливее принять, что каменистая степь — это группа своеобразных формаций полупустынного типа растительности.

От зональных формаций полупустынного типа каменистая степь отличается следующими признаками:

1) сложена из характерных только для нее видов; 2) однолетников в ее составе почти нет, весенние эфемеры и эфемероиды редко встречаются, а чаще всего вообще отсутствуют; 3) имеет полуоткрытый характер растительности, допускающий обычно кратковременное вселение, а иногда и доминирование разнообразных чуждых, даже сорных видов.

В целом каменистая степь может быть определена как группа формаций полупустынного типа растительности интразонального распространения и своеобразного, лишь ей присущего флористического и синузиального состава.

СХЕМА КЛАССИФИКАЦИИ КАМЕНИСТОЙ СТЕПИ ПРИУРАЛЬЯ

1. Тип растительности: Subdeserta.
2. Класс формаций: Subdeserta intersonata uralensis.
3. Формации: Hedysareta, Thymeta, Xerocariceta, Xerostipeta.
4. Группы ассоциаций: Hedysaretum grandiflorae, Thymetum baschkirietae.
5. Ассоциации: Hedysarum grandiflorum — Carex pediformis.

Главная часть ареала каменистой степи лежит между Волгой и Уральским хребтом, южнее 58° с. ш., нигде не переходя, однако, Каму. Местонахождения этой растительности не встречаются, по-видимому, севернее с. Кылосова Кунгурского р-на Пермской обл., хотя отдельные виды, присущие ей, встречаются значительно севернее (Гордягин, 1895). На юге этот ареал граничит с пустынями Казахстана, а на востоке — едва переходит восточный склон Уральского хребта. На западе отдельные участки каменистой степи в своем типичном виде встречаются еще на Приволжской возвышенности. Далее к западу распространена на сходных местообитаниях уже родственная группа формаций — так называемая меловая растительность.

Таким образом, главная часть ареала каменистой степи расположена на территориях Башкирской АССР и Закамья Татарской, а также отчасти на прилегающих к ним районах соседних областей (Оренбургская, Куйбышевская, Пермская, Свердловская). В пределах ареала можно выделить четыре района: два наибольших по площади: Западно-Башкирский и Татарский — и два сравнительно небольших: Восточно-Башкирский и Пермский.

В Западно-Башкирский район входят предуральская часть Башкирии, западный склон Урала и северная часть Оренбургской обл.; в Татарский — Закамье Татарии и северная часть Куйбышевской обл.; в Восточно-

Башкирский — восточный склон Уральского хребта и прилегающая часть Башкирии; в Пермский — южная часть Пермской обл., западная Свердловской и самая северо-западная часть Башкирии. Граница между первым и вторым районами почти совпадает с административной границей между республиками, проходя несколько западнее. Границей между Западно- и Восточно-Башкирскими районами является центральная часть Уральского хребта.

Отличительные черты в характеристике районов следующие.

1. Западно-Башкирский р-н — наиболее типичные каменисто-степные группировки, в составе которых много особенно характерных для них видов, в том числе эндемиков, меньше видов, для них случайных.

2. Татарский р-н отличается от предыдущего каменистой степью более мезофильного характера, участием в составе ее группировок большого количества опушечно-лесных, лугово-степных и сорных видов.

3. Восточно-Башкирский р-н отличается от других полным отсутствием в составе каменисто-степных группировок копеечников и остролодочников, столь характерных для этих формаций, расположенных к западу от хребта, и примесью западносибирских видов.

4. В Пермском р-не каменистая степь находится на северном пределе своего распространения. Сюда она доходит сильно обедненная флористически. Многие виды, столь характерные для группировок южных районов (копеечники, сизый ясменник, лапчатка песчаная и др.), здесь отсутствуют, зато появляются виды, не встречающиеся в составе этих группировок в других районах: *Helianthemum nummularium*, *Oxytropis uralensis*.

На территориях Восточно-Башкирского и Пермского районов сравнительно мало местонахождений каменистой степи, и описаний по ним сделано немного. Поэтому для выяснения основных флористических черт каменисто-степной группировки проанализируем флору Татарского и Западно-Башкирского районов.

Всего на территории обоих районов описан 101 участок (56 в Татарском и 45 — в Западно-Башкирском). Сводный список включает всего 262 вида растений. В пределах Татарского района в ассоциациях каменистой степи встречено 210 видов, Западно-Башкирского — 193 вида растений. В табл. 1 приведен список всех встреченных в каменистой степи этих районов видов.

Были выделены эколого-фитоценотические типы и подсчитано число видов в каждом из них (табл. 2).

Эколого-фитоценотические типы установлены здесь на основании наблюдений природы Приуралья и не могут претендовать на универсальность.

Некоторые из выделяемых типов, например 4 и 5, могут показаться слишком обобщенными; во избежание недоразумений следует подчеркнуть, что целью данного исследования является не общий анализ всей флоры Приуралья, а лишь флоры каменистой степи, для чего подобное обобщение некоторых соседних групп без ненужной в данном случае детализации оказалось более эффективным. Естественно, что резких границ и между приведенными типами не существует — они лишь относительны. Характерные для каменистой степи виды были установлены в основном по их большей встречаемости в этих ассоциациях, сопряженной обычно со значительным обилием, но часть весьма характерных видов встречается в природе вообще редко и иногда в незначительном обилии, поэтому их пришлось выделить на основании признака отрицательного — невстречаемости в каких-либо других группировках Приуралья, кроме каменистой степи.

Под сухими склонами подразумеваются южные, юго-восточные и часто западные склоны многочисленных оврагов, балок, долин мелких речек, которыми изрезано Приуралье, где распространена ксерофильная степная растительность, но не каменисто-степные группировки. На первый взгляд, условия местообитания на сухих склонах не отличаются от таковых в каменистой степи, однако в Приуралье очень часто можно встретить

ТАБЛИЦА 1

Сводный список видов, встреченных в каменистой степи Татарского и Западно-Башкирского районов

№ п/п	Вид	Эколого-фитоценотический тип	Встречаемость от числа участков, %	
			Татария (56 участков)	Западная Башкирия (45 участков)
1	*Achillea millefolium*	×[1]	16	13
2	*A. nobilis*	×	—	4
3	*Achyrophorus maculatus*	+	4	4
4	*Acinos arvensis*	×	4	—
5	*Adonis vernalis*	*	13	15
6	*A. wolgensis*	*	2	7
7	*Agropyron desertorum*	0	—	2
8	*A. fragile*	0	—	2
9	*A. imbricatum*	0	5	27
10	*A. pectinatum*	0	7	20
11	*Allium globosum*	0	20	9
12	*A. lineare*	0	2	—
13	*A. obliquum*	0	—	2
14	*A. rubens*	0	—	18
15	*A. strictum*	0	4	4
16	*Alyssum desertorum*	*	7	24
17	*A. lenense*	0	—	36
18	*A. tortuosum*	0	7	2
19	*Amygdalus nana*	0	18	22
20	*Androsace maxima*	0	11	11
21	*Anemone sylvestris*	*	9	9
22	*Anthemis tinctoria*	×	2	2
23	*Arenaria longifolia*	=	—	2
24	*A. procera*	=	11	27
25	*A. procera* ssp. *glabra*	0	—	31
26	*Artemisia absinthium*	×	16	2
27	*A. armeniaca*	=	9	4
28	*A. latifolia*	*	14	13
29	*A. repens*	×	27	13
30	*A. sericea*	+	20	9
31	*A. vulgaris*	×	4	—
32	*Asparagus officinalis*	*	11	22
33	*Asperula petraea*	0	2	15
34	*Aster alpinus*	0	23	40
35	*Astragalus austriacus*	0	64	22
36	*A. cornutus*	0	—	4
37	*A. danicus*	=	4	4
38	*A. helmii*	0	7	20
39	*A. macropus*	0	9	31
40	*A. onobrychis*	=	30	9
41	*A. rupifragus*	0	4	—
42	*A. sulcatus*	0	2	2
43	*A. tauricus*	0	4	—
44	*A. testiculatus*	0	13	11
45	*A. wolgensis*	0	11	27
46	*A. zingeri*	0	20	16
47	*Atraphaxis frutescens*	0	—	2
48	*Berteroa incana*	×	2	—
49	*Bromopsis inermis*	=	14	—
50	*B. riparia*	=	5	—
51	*Calamagrostis epigeios*	×	4	2
52	*Camelina pilosa*	×	16	4
53	*Campanula bononiensis*	+	4	—
54	*C. sibirica*	*	20	31
55	*C. steveni* ssp. *wolgensis*	=	4	2
56	*Caragana frutex*	+	4	51
57	*Carduus crispus*	×	2	—
58	*C. thoermeri*	×	5	—

[1] Эколого-фитоценотические типы: характерные виды каменистой степи — 0; виды сухих склонов — * ; виды опушек, редколесий, зарослей кустарников +; виды степные, лугово-степные, луговые =; виды сорные (полевые, луговые, рудеральные) — ×.

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

№ п/п	Вид	Эколого-фитоценотический тип	Встречаемость от числа участков, %	
			Татария (56 участков)	Западная Башкирия (45 участков)
59	*Carex pediformis* ssp. *pediformis*	0	66	76
60	*C. supina*	*	2	4
61	*Centaurea pseudomaculosa*	*	27	—
62	*C. marschalliana*	0	55	51
63	*C. ruthenica*	0	11	29
64	*C. scabiosa*	=	2	—
65	*C. sibirica*	0	—	24
66	*Cerastium arvense*	+	—	2
67	*Cerasus fruticosa*	+	13	13
68	*Ceratocarpus utriculosus*	×	5	—
69	*Ceratoides papposa*	0	9	24
70	*Chamaecytisus ruthenicus*	+	9	7
71	*Cichorium inthybus*	×	5	—
72	*Clausia aprica*	0	9	40
73	*Cnidium dubium*	+	—	2
74	*Convolvulus arvensis*	×	13	2
75	*Coronilla varia*	=	5	—
76	*Cotoneaster melanocarpus*	*	7	11
77	*Crambe buschii*	0	4	9
78	*Delphinium consolida*	×	4	—
79	*Dianthus acicularis*	0	—	7
80	*D. capitatus*	*	—	2
81	*Dracocephalum thymiflorum*	×	5	—
82	*Echinops ritro*	0	59	79
83	*E. sphaerocephalus*	0	—	—
84	*Elytrigia lolioides*	0	13	—
85	*E. repens*	×	39	2
86	*Ephedra distachya*	0	11	27
87	*Eremopyrum triticeum*	×	2	—
88	*Erucastrum armoracioides*	0	2	16
89	*Erysimum diffusum*	*	5	7
90	*Euphorbia nicaeensis*	0	2	7
91	*E. seguieriana*	0	29	71
92	*E. semivillosa*	+	2	—
93	*E. virgata*	×	2	—
94	*Euonymus verrucosa*	+	2	—
95	*Euphrasia tatarica*	×	4	—
96	*Falcaria vulgaris*	×	14	2
97	*Filipendula vulgaris*	=	13	9
98	*Festuca rubra*	=	—	2
99	*F. valesiaca* ssp. *sulcata*	=	71	53
100	*F. wolgensis*	*	34	24
101	*Fragaria viridis*	=	11	2
102	*Galatella angustissima*	0	—	9
103	*G. hauptii*	0	4	—
104	*Galium boreale*	+	7	—
105	*G. mollugo*	=	4	—
106	*G. octonarium*	0	54	82
107	*G. rubioides*	+	4	—
108	*G. tinctorium*	+	13	9
109	*G. verum*	=	29	11
110	*Genista tinctoria*	=	7	2
111	*Gentiana cruciata*	=	4	7
112	*Globularia elongata*	*	4	—
113	*Goniolimon elatum*	0	7	7
114	*Gypsophila altissima*	0	70	49
115	*G. patrinii*	0	—	2
116	*Hedysarum argyrophyllum*	0	—	27
117	*H. gmelinii*	0	36	2
118	*H. grandiflorum*	0	23	40
119	*H. rasoumovianum*	0	4	18
120	*Helichrysum arenarium*	=	—	2

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

№ п/п	Вид	Эколого-фитоценотический тип	Встречаемость от числа участков, %	
			Татария (56 участков)	Западная Башкирия (45 участков)
121	*Helictotrichon desertorum*	0	14	24
122	*H. hookeri* ssp. *schellianum*	=	2	—
123	*H. pubescens*	=	2	—
124	*Hieracium echioides*	=	5	9
125	*H. umbellatum*	=	2	4
126	*H. virosum*	0	11	46
127	*Hypericum elegans*	+	9	—
128	*Inula britannica*	×	2	—
129	*I. hirta*	+	11	20
130	*I. salicina*	+	4	—
131	*Iris pumila*	0	2	7
132	*Juniperus sabina*	*	—	2
133	*Jurinea arachnoidea*	0	39	60
134	*J. multiflora*	0	—	2
135	*Knautia arvensis*	×	2	—
136	*Kochia prostrata*	*	5	7
137	*Koeleria cristata*	*	50	71
138	*K. sclerophylla*	0	32	42
139	*Lactuca tatarica*	×	2	—
140	*Lappula myosotis*	×	11	—
141	*Lathyrus pannonicus*	=	2	—
142	*L. vernus*	+	—	2
143	*Lavatera thuringiaca*	×	2	—
144	*Libanotis montana*	=	2	—
145	*Linosyris villosa*	0	14	46
146	*Linum flavum*	0	25	18
147	*L. perenne*	*	—	2
148	*Lithospermum officinale*	+	—	2
149	*Matthiola fragrans*	0	—	7
150	*Melampyrum pratense*	=	—	7
151	*Medicago falcata*	=	57	27
152	*M. lupulina*	=	—	2
153	*Minuartia krascheninnikovii*	*	—	2
154	*Melica transsilvanica*	*	2	—
155	*Melilotus albus*	×	2	—
156	*Meniocus linifolius*	0	14	9
157	*Nepeta parviflora*	*	4	—
158	*Nonnea pulla*	×	20	11
159	*Oligosporus campestris*	×	46	49
160	*O. glaucus*	*	—	4
161	*O. salsoloides*	0	5	11
162	*Onobrychis arenaria*	=	4	15
163	*Onosma simplicissimum*	0	71	87
164	*Origanum vulgare*	+	2	—
165	*Orobanche alba*	=	4	—
166	*Orostachys thyrsiflora*	0	—	4
167	*Otites wolgensis*	*	11	31
168	*Oxytropis floribunda*	0	5	18
169	*O. hippolytii*	0	20	7
170	*O. pilosa*	=	18	18
171	*O. spicata*	0	9	53
172	*Pedicularis uralensis*	=	4	9
173	*Peucedanum alsaticum*	+	4	4
174	*Phleum phleoides*	=	2	2
175	*Phlomis tuberosa*	=	2	2
176	*Picris hieracioides*	×	4	—
177	*Pimpinella saxifraga*	=	4	—
178	*P. tragium* ssp. *titanophila*	0	5	7
179	*Plantago lanceolata*	=	5	11
180	*P. media*	×	7	2
181	*Poa pratensis*	=	13	7
182	*Polycnemum majus*	*	—	4

№ п/п	Вид	Эколого-фитоценотический тип	Встречаемость от числа участков, %	
			Татария (56 участков)	Западная Башкирия (45 участков)
183	*Polygala comosa*	=	2	—
184	*P. hybrida*	=	9	—
185	*P. sibirica*	0	11	38
186	*P. vulgaris*	=	—	20
187	*Polygonatum odoratum*	+	4	2
188	*Populus nigra*	+	—	2
189	*Potentilla argentea*	×	2	4
190	*P. cinerea*	0	57	73
191	*P. humifusa*	*	21	22
192	*P. recta*	*	5	2
193	*Pseudolysimachion spicatum*	*	21	31
194	*P. spurium*	*	—	2
195	*Pulsatilla patens*	+	2	14
196	*Pyrethrum millefoliatum*	0	32	44
197	*P. sclerophyllum*	0	—	18
198	*Ranunculus polyanthemos*	=	2	—
199	*Reseda lutea*	×	—	2
200	*Rhamnus cathartica*	+	2	—
201	*Rosa majalis*	+	7	2
202	*Salsola iberica*	×	5	—
203	*Salvia nutans*	*	—	18
204	*S. pratensis*	=	2	—
205	*S. stepposa*	*	71	53
206	*S. tesquicola*	+	4	2
207	*S. verticillata*	+	5	2
208	*Sanguisorba officinalis*	=	4	—
209	*Scabiosa isetensis*	0	29	47
210	*S. ochroleuca*	*	4	—
211	*Schivereckia podolica*	0	—	2
212	*Scorzonera austriaca*	0	23	38
213	*S. marschalliana*	*	27	49
214	*S. purpurea*	=	7	4
215	*S. taurica*	*	14	22
216	*Scutellaria oxyphylla*	0	—	22
217	*Sedum hybridum*	*	—	2
218	*Senecio jacobaea*	×	4	—
219	*Seriphidium lercheanum*	0	—	9
220	*Serratula coronata*	=	2	—
221	*S. nitida*	*	—	4
222	*Seseli annuum*	*	4	—
223	*Silene chlorantha*	+	9	2
224	*S. nutans*	+	2	—
225	*Sisymbrium loeselii*	×	2	—
226	*Spiraea crenata*	+	27	13
227	*S. hypericifolia*	+	—	2
228	*Stachys recta*	+	9	9
229	*Stipa capillata*	*	69	22
230	*S. korshinskyi*	0	29	22
231	*S. lessingiana*	0	36	29
232	*S. pennata*	=	9	36
233	*S. pulcherrima*	=	25	24
234	*S. sareptana*	0	30	4
235	*S. tirsa*	=	—	2
236	*S. zalesskii*	=	—	4
237	*Stratonostoc commune*	*	18	9
238	*Syrenia siliculosa*	*	—	2
239	*Taraxacum officinale*	×	13	4
240	*T. serotinum*	*	4	—
241	*Thalictrum foetidum*	0	—	7
242	*Th. minus*	=	38	24
243	*Thesium arvense*	*	13	13
244	*Th. ebracteatum*	*	2	2
245	*Thuidium abietinum*	=	18	—

№ п/п	Вид	Эколого-фитоценотический тип	Встречаемость от числа участков, %	
			Татария (56 участков)	Западная Башкирия (45 участков)
246	*Thymus baschkiriensis*	0	18	24
247	*Th. guberlinensis*	0	36	34
248	*Th. marschallianus*	=	38	44
249	*Th. talievi*	0	30	11
250	*Tortula ruralis*	=	4	—
251	*Tragopogon orientalis*	×	2	—
252	*Trifolium montanum*	=	7	2
253	*Trinia muricata*	*	5	40
254	*Tulipa biebersteiniana*	0	2	—
255	*Verbascum lychnitis*	×	16	2
256	*V. phoeniceum*	0	11	31
257	*Veronica prostrata*	=	2	—
258	*Vicia tenuifolia*	+	2	—
259	*Vincetoxicum stepposum*	+	20	51
260	*Viola ambigua*	0	38	58
261	*V. arenaria*	*	2	4
262	*V. pumila*	0	5	2

ТАБЛИЦА 2

Эколого-фитоценотические типы

№ п/п	Эколого-фитоценотические типы	Число видов	В процентах от общего числа
1	Виды, характерные для каменистой степи	89	34.0
2	Виды сухих склонов	44	16.8
3	Виды опушек, редколесий, зарослей кустарников	34	13.0
4	Виды степные, лугово-степные, луговые	55	21.0
5	Виды сорные (полевые, луговые, рудеральные)	40	15.2

два расположенных рядом склона одинаковых экспозиции и наклона, сложенных одинаковыми породами и, по-видимому, имеющих равные экологические условия, но при этом на одном из них развита типичная каменистая степь, на соседнем же нет ни одного характерного для ее формаций вида. Разумеется, объяснить это явление отсутствием возможностей заноса диаспор нельзя. Приходится предположить здесь действие какого-то не учитываемого до сих пор фактора, требуемого для существования каменистой степи. Таким дополнительным фактором по многим данным являются тяжелые углеводороды (газообразные), испаряемые нефтью, подстилающей на той или иной глубине субстрат, на котором развита каменистая степь. Виды сухих склонов отмечены в каменистой степи чаще, чем виды других типов, но они не причислены к характерным для ассоциаций этой растительности видам, потому что встречаются значительно чаще вне их.

Анализ сводного списка видов показывает, что в составе флоры каменистой степи Приуралья, точнее двух ее главных районов, характерных видов немногим более $^1/_3$ (34%) всех видов, встреченных в этой группировке. Более $^1/_5$ (21%) видов степных и луговых, много видов редколесий и опушечных (13%) и значительный процент сорных (15.2%). Подобная пестрота видового состава растительности объясняется прежде всего тем, что площадь, занимаемая каменистой степью, в каждом от-

дельном случае невелика — от 1 м² до нескольких десятков, реже — сотен, что определяет возможность постоянного и легкого заноса диаспор самых различных видов из соседних формаций. Обращает на себя внимание тот факт, что значительная часть приведенных в сводном списке видов из числа нехарактерных встречается лишь единично и с небольшим обилием, поэтому и не играет никакой роли в ассоциациях этой растительности. Таких, совершенно случайных видов, встреченных при описаниях не более одного раза, среди которых преимущественно травянистые мезофилы, сорняки и даже всходы древесных пород, всего 48 (более 18%!); два раза встречено 24 вида (более 9%), а в целом более четверти зарегистрированных в ассоциациях каменистой степи видов (27.5%) встречены 1—2 раза и в ничтожном обилии. Более значительную роль в группировках каменистой степи как по встречаемости, так и по обилию играют виды сухих склонов — местообитаний, близких к занимаемым каменистой степью.

Анализ полученных данных позволяет сделать некоторые предварительные выводы.

1. Наличие в составе группировок каменистой степи большого количества видов из окружающих ассоциаций — степных, луговых и даже лесных, казалось бы, совершенно чуждых ей, — подтверждает ее несомненную, хотя и формальную, связь с другими растительными группировками территории, которые она иногда вытесняет с помощью человека.

2. Пестрота видового состава зависит еще и от того, что эта группировка в настоящее время способна возникать на новых местонахождениях, т. е. способна к экспансии в пригодных для нее условиях, подготовляемых для нее человеком: пастьбой и вырубкой лесов, уничтожающими предыдущую растительность. Поэтому степень пестроты состава каменистой степи зависит и от того, в какой стадии формирования мы ее наблюдаем.

3. Присутствие большого процента чуждых видов, в том числе и сорных, показывает, что группировки каменистой степи не закрыты в отличие от зональных группировок полупустыни, а легко допускают вселение или же сохранение (по крайней мере временное) различных, в сущности совершенно чуждых ей элементов, даже лесных. Например, среди лесных (а именно редколесных) видов, упорно остающихся на прежнем месте, несмотря на коренное изменение условий существования, и даже входящих иногда в состав каменисто-степной группировки, в первую очередь нужно отметить два вида: ластовень степной *Vincetoxicum stepposum* (хотя это растение отнюдь не степное) и купену лекарственную *Polygonatum odoratum*. Попав в условия совершенно нового местообитания, они приобретают «горный» облик: стебли укороченные, пластинки листьев меньше, чем у лесных экземпляров, и пр. Второй из названных видов в условиях каменистой степи редко и необильно цветет. Обычно оба вида оказываются приуроченными к небольшим понижениям в неровностях рельефа, по-видимому, из-за лучшего увлажнения. С. И. Коржинский (1888), встретив их впервые в составе этой группировки, счел их даже особо характерными для нее. Ластовень встречается здесь чаще и, если условия увлажнения несколько повышены, обильно цветет и плодоносит, хотя и сохраняет горный облик, если растет на открытом месте, а не под прикрытием более высоких растений.

Возможно, что типичнейшая для каменистых степей фиалка *Viola ambigua* — не более чем приспособившаяся к новым условиям форма редколесной фиалки *Viola hirta*, от которой ее не отличали первоначально (Шмальгаузен, 1895). Нужно отметить, что указываемые обычно признаки, их различающие — жилкование листа, окраска венчика и пр., — сильно варьируют и являются заходящими.

Осока стоповидная *Carex pediformis* ssp. *pediformis* в самых ксерофильных условиях на выпуклых верхушках южных склонов образует очень плотные, кочкообразные дернины, приобретая подушкообразную форму и горный вид. Однако и в этих условиях она хорошо растет и плодоносит,

хотя и несколько менее обильно, чем в редколесье. Это растение становится здесь типичнейшим каменисто-степным видом, почти повсеместно распространенным в составе этих группировок и зачастую в них доминирующим.

Сравнение флор рассматриваемых районов по семействам показывает почти полную их идентичность в обоих районах. Наибольшую роль во флористическом составе играют виды семейства сложноцветных, на втором месте семейство бобовых, на третьем — злаки. Все остальные семейства в процентном отношении представлены также почти одинаково. Небольшие колебания, вероятно, случайны (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Семейства флоры каменистой степи Татарии и Западной Башкирии

№ п/п	Семейство	Татария (56 участков), всего 210 видов		Западная Башкирия (45 участков), всего 193 вида	
		видов	в %[1]	видов	в %
1	*Asteraceae*	42	20.0	35	18.0
2	*Fabaceae*	28	13.3	26	13.4
3	*Poaceae*	24	11.4	22	11.3
4	*Brassicaceae*	11	5.2	12	6.2
5	*Rosaceae*	12	5.9	12	6.2
6	*Caryophyllaceae*	4	1.9	11	5.8
7	*Lamiaceae*	14	6.7	11	5.8
8	*Liliaceae*	5	2.3	6	3.2
9	*Ranunculaceae*	7	3.3	6	3.2
10	*Scrophulariaceae*	6	2.8	6	3.2
11	*Apiaceae*	7	3.3	5	2.6
12	*Rubiaceae*	7	3.3	4	2.1
13	*Boraginaceae*	3	1.4	3	1.5
14	*Chenopodiaceae*	4	1.9	3	1.5
15	*Violaceae*	3	1.4	3	1.5
16	*Campanulaceae*	3	1.4	2	1.0
17	*Crassulaceae*	—	—	2	1.0
18	*Cyperaceae*	2	1.0	2	1.0
19	*Euphorbiaceae*	4	1.9	2	1.0
20	*Linaceae*	1	0.5	2	1.0
21	*Plantaginaceae*	2	1.0	2	1.0
22	*Polygalaceae*	3	1.4	2	1.0
23	*Santalaceae*	2	1.0	2	1.0
24	*Asclepiadaceae*	1	0.5	1	1.0
25	*Convolvulaceae*	1	0.5	1	0.5
26	*Cupressaceae*	—	—	1	0.5
27	*Dipsacaceae*	3	1.4	1	0.5
28	*Ephedraceae*	1	0.5	1	0.5
29	*Gentianaceae*	1	0.5	1	0.5
30	*Iridaceae*	1	0.5	1	0.5
31	*Plumbaginaceae*	1	0.5	1	0.5
32	*Polygonaceae*	—	—	1	0.5
33	*Primulaceae*	1	0.5	1	0.5
34	*Resedaceae*	—	—	1	0.5
35	*Salicaceae*	—	—	1	0.5
36	*Celastraceae*	1	0.5	—	—
37	*Globulariaceae*	1	0.5	—	—
38	*Hypericaceae*	1	0.5	—	—
39	*Malvaceae*	1	0.5	—	—
40	*Orobanchaceae*	1	0.5	—	—
41	*Rhamnaceae*	1	0.5	—	—

Примечание. Проценты вычислены от числа видов каждого района отдельно.

В приведенный список семейств не вошли семейства высших споровых и низших растений, несколько видов которых, как например, *Thuidium abietinum*, *Tortula ruralis*, *Stratonostoc commune*, широко распространены на сухих склонах, но встречаются и в каменистой степи. При дальнейших расчетах они также не принимаются во внимание.

Однако совсем иные соотношения наблюдаются при сравнении по видам. В этом случае выявляются значительные различия. Недаром коэффициент общности Жаккара для этих двух районов всего лишь 66.7%!

Сравнение флор этих двух районов по эколого-фитоценотическим группам выявляет также существенные различия в их составе (табл. 4).

ТАБЛИЦА 4

Эколого-фитоценотические типы

	Число видов по районам, %	
	Татарский	Западно-Башкирский
Виды, характерные для каменистой степи	31.46	42.7
Виды сухих склонов	15.02	18.5
Виды степные, лугово-степные, луговые	22.53	18.5
Виды лесные, редколесий, опушек	13.15	11.8
Виды сорных растений	17.89	8.5

Таким образом, во флоре каменистой степи Татарии почти на 11% меньше характерных видов, чем в Западной Башкирии (в абсолютных цифрах в Татарии их встречено 67, в Западной Башкирии — 83!). В ассоциациях первого района значительно больше луговых и редколесных и вдвое больше сорняков. При этом из 89 видов, характерных для каменистой степи Приуралья (табл. 1), только 61 вид является общим для обоих этих районов. Исключительно в Татарии зарегистрировано 6 видов, не встреченных в каменистой степи Западной Башкирии. Почти все они отличаются низкой встречаемостью и небольшим обилием. Относительно части из них установлено, что в Башкирии они все же есть, но не в составе каменистой степи (например, тюльпаны на плато Чуюнчи-Чупаново, в долине р. Большой Ик в Мурадымовском ущелье); другие же при их редкой встречаемости и низком обилии могли быть не замечены при описании участков в Западной Башкирии.

Напротив, в Западной Башкирии имеются 22 вида, характерных для нее и не отмеченных для Татарии. Из них многие играют существенную роль в растительности каменистой степи как по встречаемости, так и по обилию и являются эндемиками Приуралья. В Татарии они нигде не встречены. Таковы, например: *Allium rubens*, *Centaurea sibirica*, *Dianthus acicularis*, *Gypsophyla patrinii*, *Hedysarum argyrophyllum*, *Matthiola fragrans*, *Orostachys thyrsiflora*, *Scutellaria oxyphylla*, *Pyrethrum sclerophyllum*.

Приведенные выше данные позволяют сделать следующие общие выводы.

1. В составе каменистой степи Татарии значительно меньше характерных для этой группировки видов, которые, возможно, еще не успели переселиться сюда с востока, но более чем вдвое сорных видов. Виды мезофильные, нормально входящие в состав окружающих ассоциаций, и сорные встречаются здесь значительно чаще, чем в Западной Башкирии.

2. Вероятно, каменистая степь Татарии более позднего происхождения, чем таковая в Западной Башкирии. Напрашивается заключение, что каменистая степь как группа формаций сформировалась в пределах Башкирского Приуралья и теперь при помощи человека главным образом по пригодным для нее местообитаниям распространяется в западном направлении, поэтому в Татарии она, видимо, является более молодой по времени образования. Это подтверждают и исторические данные, согласно которым Закамье Татарии, где только и распространены участки каменистой степи, еще сравнительно недавно было покрыто лесами (Авдеев, 1945), тогда как в Западной Башкирии, где в прошлом было развито скотоводство, и многие века назад должны были существовать открытые пространства. Подтверждается это и фактами возникновения участков каменистой степи на залежах, на склонах, где недавно был уничтожен лес, что в Татарии можно наблюдать в ряде мест (мыс на «склонах Коржинского», с. Шешминская крепость, залежи близ с. Крым-Сарай и т. д.).

3. Флористический состав каменистой степи более устойчив в Западной Башкирии вообще и богаче эндемичными видами, чем в прочих районах, что еще более усиливает предположение, что центром эндемизма этой растительности является именно Западная Башкирия.

Кроме характерных представителей каменистой степи, все прочие виды, отмеченные здесь, являются в значительной степени случайными (они непостоянны и обычно встречаются в небольшом обилии) и своей незакономерной в большинстве случае встречаемостью затемняют истинное соотношение компонентов каменистой степи.

Рассмотрим отдельно состав семейств (табл. 5).

ТАБЛИЦА 5

Распределение видов, характерных для каменистой степи, по семействам

№ п/п	Семейство	Татария, 67 видов		Западная Башкирия, 83 вида	
		видов	в %	видов	в %
1	*Fabaceae*	15	22.3	15	18.1
2	*Asteraceae*	11	16.4	16	19.3
3	*Poaceae*	8	11.9	9	10.8
4	*Brassicaceae*	5	7.5	8	9.6
5	*Liliaceae*	4	6.0	4	4.8
6	*Caryophyllaceae*	1	1.5	4	4.8
7	*Lamiaceae*	3	4.5	4	4.8
8	*Rosaceae*	2	3.0	2	2.4
9	*Rubiaceae*	2	3.0	2	2.4
10	*Euphorbiaceae*	2	3.0	2	2.4
11	*Primulaceae*	1	1.5	1	1.2
12	*Chenopodiaceae*	1	1.5	1	1.2
13	*Cyperaceae*	1	1.5	1	1.2
14	*Ephedraceae*	1	1.5	1	1.2
15	*Plumbaginaceae*	1	1.5	1	1.2
16	*Iridaceae*	1	1.5	1	1.2
17	*Linaceae*	1	1.5	1	1.2
18	*Boraginaceae*	1	1.5	1	1.2
19	*Crassulaceae*	—	—	1	1.2
20	*Apiaceae*	1	1.5	1	1.2
21	*Polygalaceae*	1	1.5	1	1.2
22	*Polygonaceae*	—	—	1	1.2
23	*Dipsacaceae*	1	1.5	1	1.2
24	*Ranunculaceae*	—	—	1	1.2
25	*Violaceae*	2	3.0	2	2.4
26	*Scrophulariaceae*	1	1.5	1	1.2

Из табл. 5 видно, что характерные виды принадлежат только 26 семействам, тогда как виды общего списка — 41.

В Татарии по количеству видов на первом месте бобовые, тогда как в Башкирии — сложноцветные. Соотношение количества видов остальных семейств в обоих районах сходно: на третьем месте злаки, на четвертом — крестоцветные и т. д. Особое место занимают гвоздичные: в Башкирии их значительно больше.

При дальнейшем анализе списка характерных видов выясняется, что среди них решительно преобладают виды с восточным, зауральским, сибирско-казахстанским ареалом. Связь флор Сибири, особенно же Горного Алтая, и приуральской каменистой степи заслуживает самого пристального внимания и тщательного изучения. Но это — предмет специаль-

ТАБЛИЦА 6

Экологические типы характерных видов каменистой степи

	Число видов	В процентах от 89 характерных видов
Эвксерофилы	38	42.7
Мезоксерофилы	45	50.5
Ксеромезофилы	6	6.8

ТАБЛИЦА 7

Жизненные формы характерных видов каменистой степи

	Число видов	В процентах от 89 характерных видов
Травянистые многолетники	63	70.8
Полукустарники, полукустарнички	21	23.6
Кустарники	3	3.4
Однолетники	2	2.2

ного ботанико-географического исследования, при котором многие вопросы потребуют не только кабинетных, но и полевых наблюдений.

Среди характерных видов не менее 15% эндемиков. В экологическом типе, как и следовало ожидать, преобладают ксерофилы, которых здесь (эвксерофилы+мезоксерофилы) более 93% (табл. 6).

Среди жизненных форм более двух третей травянистых многолетников и почти одна четверть полукустарников; однолетники в ничтожном количестве (табл. 7).

Виды, характерные для каменистой степи по способу перезимовывания, представлены следующими группами (табл. 8).

Соотношения между вышеприведенными группами растений отражают их приспособления к своеобразию обычно суровых условий местообитания каменистой степи, для которых характерны резко континентальный микроклимат, повышенная степень инсоляции, постоянный недостаток влаги, обусловленный благодаря открытому положению усиленным испарением, и при этом — пониженное количество попадающих в субстрат осадков летом и отсутствие снежного покрова зимой. Постоянный недостаток влаги не сменяется даже временно, как в некоторых пустынях, ее избытком, отчего здесь отсутствуют однолетники, эфемеры и эфемероиды.

ТАБЛИЦА 8

Группы видов, выделенные по способу перезимовывания

	Число видов	В процентах от 89 характерных видов
Гемикриптофиты	44	49.4
Криптофиты	10	11.3
Хамефиты	30	33.7
Фанерофиты	3	3.4
Геофиты	2	2.2

В целом климатические условия весьма неблагоприятны для растений, и чтобы существовать здесь, они должны быть приспособлены именно к этим условиям и даже «требовать» именно их для своего нормального существования. Поэтому в других, более мягких условиях, в которых находятся соседние формации, виды каменистой степени не в состоянии конкурировать с таковыми, входящими в состав этих формаций, отчего они и не встречаются в них. Растения же, приспособленные к иным, более мягким условиям, долго не выдерживают конкуренции с компонентами каменистой степи.

Как уже говорилось выше, видимо, одним из необходимых условий развития и существования растений в каменистой степи на данной территории, кроме специфических климатических условий, является наличие здесь в субстрате повышенного количества сопутствующих нефти тяжелых углеводородов. Кроме природных факторов, определенное влияние оказывает деятельность человека.

Если ф л о р а каменистой степи, ее характерные виды довольно четко очерчены, то ее р а с т и т е л ь н о с т ь весьма изменчива. Доминантами на различных участках и даже на одном и том же участке в разные годы может быть любой из характерных видов. Сомнительно, возможно ли

говорить здесь об эдификаторах при обычной разреженности травостоя и полуоткрытом характере группировок.

Чрезвычайную изменчивость растительности каменистой степи отмечал еще Коржинский (1891), а также и другие исследователи (Гордягин, 1900; Крашенинников, 1941). Коржинский видел причину такого непостоянства только «в отсутствии непосредственной борьбы за существование» между видами. А. Я. Гордягин полагал, что «каменистая степь. . . состоит из видов, распространению которых бессознательно содействует человек». По его данным, это «есть тип растительности, прогрессивно распространяющийся» именно при содействии человека. Но, по его мнению, необходим известный оптимум влияния хозяйственной деятельности человека; при его превышении возникают уже только сорные группировки. Однако далее он оговаривается, что такую растительность Урала не склонен считать сплошь пришлой. С мнением Гордягина нельзя не согласиться, тем более что за последнее время получены данные, которые подтверждают сделанные им выводы. Однако необходимо заметить, что эндемизм этой растительности для Урала скорее историко-генетический, чем топографический, так как она и сейчас не привязана прочно к одному месту. Совершенно бесспорно, что под влиянием человека или при полном отсутствии такового она способна возникать вновь или же исчезать. При полном отсутствии влияния человека (случае, в настоящее время чрезвычайно редком, если вообще возможном) происходит замена кустарниками или лесом, при чрезмерном воздействии — зарослями сорняков или почти обнаженной почвой. Однако возможности древнего заноса А. Я. Гордягин не отрицал.

Но, приняв эндемизм формаций каменистой степи для Урала, нельзя забывать и о миграции отдельных видов, в том числе о заносе диаспор человеком и животными, происходившем на протяжении многих веков. Собственно говоря, представлять себе «занос» каменистой степи как высев готовой, кем-то составленной по особому рецепту травосмеси было бы наивным. Несомненно, что заносимы могли быть лишь случайные диаспоры самых различных видов, вероятно, главным образом с Алтая или Тянь-Шаня, откуда двигались на запад многочисленные орды кочевников. Воины ездили верхом, а стариков, женщин и детей перевозили в повозках, куда подстилали сухую траву или же кошмы с находившимися там плодами и семенами, которые и рассевались в местах случайных остановок. На подходящих местообитаниях они давали жизнеспособные в новых условиях растения, слагавшиеся постепенно при сходных экологических потребностях в группировки приуральской каменистой степи, где при наличии особых условий формировались эндемики Урала.

Непостоянство состава ассоциаций этой растительности, наблюдаемое в настоящее время, можно объяснить, во-первых, случайностями заноса на новые местонахождения характерных растений; во-вторых, — характером уничтоженной на данном месте предыдущей растительности, часть видов которой непременно сохранится и хотя бы временно войдет в возникающие новые группировки. Постепенно, со временем, по мере формирования новых группировок таких «реликтов» становится все меньше. И, в-третьих, полуоткрытые свойства этих формаций допускают не только сохранение, но и вселение новых видов, особенно же сорняков. Возможности вселения новых видов, главным образом сорных, усиливаются выпасом, при котором на склонах особенно легко возникают участочки обнаженного субстрата, заселяющиеся чем попало. Естественно, что наиболее энергичны в этом отношении сорняки, которые могут становиться доминантами, правда, на недолгое время.

Подробному рассмотрению ассоциаций приуральской каменистой степи я предполагаю посвятить особую работу, так как при обширности относящегося сюда материала это невозможно сделать в одной статье.

ЛИТЕРАТУРА

Авдеев В. Д. 1945. История леса и степи в Западном Закамье. Изв. ВГО, 1—2.
Борисова И. В., Т. И. Исаченко, А. В. Калинина, З. В. Карамышева, Е. Н. Рачковская. 1961. Список основных растений северного Казахстана по жизненным формам и по эколого-фитоценотическим типам. Геоботаника, 13.
Гордягин А. Я. 1895. Растительность известковых скал на р. Туре. Тр. общ. естествоисп. при Казанск. унив., 29, 2. — 1900. Материалы для познания почв и растительности Зап. Сибири. Тр. общ. естествоисп. при Казанск. унив., 34, 3.
Грубов В. И. 1969. Состав и анализ флоры сухостепного, пустынно-степного и пустынного стационаров. Цветковые и папоротники. В кн.: Растительные сообщества и животное население степей и пустынь Центрального Казахстана. М.
Карамышева З. В. 1960. Растительность каменистых степей юго-западной части Центрально-Казахстанского мелкосопочника. Бот. ж., 45, 1.
Коржинский С. И. 1888. Северная граница черноземно-степной области восточной полосы Европейской России в ботанико-географическом и почвенном отношении. Тр. общ. естествоисп. при Казанск. унив., 18, 5. — 1891. Северная граница черноземно-степной области. Тр. общ. естествоисп. при Казанск. унив., 22, 6.
Крашенинников И. М. 1941. Растительность Башкирской АССР. Природные ресурсы Башкирской АССР.
Крылов П. Н. 1876. Предварительный отчет. . . Тр. общ. естествоисп. при Казанск. унив., 5, 4.
Лавренко Е. М. 1940. Степи СССР. Растительность СССР, II.
Прозоровский А. В. 1940. Полупустыни и пустыни СССР. В кн.: Растительность СССР, II.
Флора юго-востока европейской части СССР. 1827—1938. I—VI.
Флора европейской части СССР. I—III. 1974—1978. I—III.
Черепанов С. К. 1973. Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР» (тт. I—XXX).
Шмальгаузен И. Ф. 1895, 1897. Флора средней и южной России. I—II.

Ровно. Получено 26 II 1974.

SUMMARY

The problem of systematic position of the Cis-Ural stony steppes is discussed, its floristic analysis is given, its area and the specificity of four isolated regions are described.

Problems of the origin of this specific vegetation, causes for its existence and its interrelations with other associations are considered as well.

УДК 581.9 : 632.51 (47+57)

В. В. Никитин

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ ВАЖНЕЙШИХ СОРНЫХ РАСТЕНИЙ СССР И ИХ ДИНАМИКА

V. V. NIKITIN. GEOGRAPHICAL DISTRIBUTION OF MAIN RUDERAL PLANTS OF THE U. S. S. R. AND THEIR DYNAMICS

На основании исследований Всесоюзного института растениеводства в 1967—1977 гг. по инвентаризации сорных растений анализируется состав сорной флоры СССР. Прослеживаются изменения, происшедшие в составе сорной флоры по сравнению с предыдущей инвентаризацией 30-х годов.

Изучение видового состава, его динамики, географии, биологии и экологии сорных растений имеет большое практическое значение для разработки методов борьбы с ними, осуществления мероприятий по внешнему и внутреннему карантину, а также для использования некоторых видов сорных растений в селекции и интродукции.

Первая попытка инвентаризации сорных растений на всей территории СССР была предпринята в начале 30-х годов Ботаническим институтом АН СССР и Всесоюзным институтом растениеводства. В четырехтомной монографии «Сорные растения СССР», подготовленной этими институтами и изданной в 1934—1935 гг., приводятся 1326 видов растений, относящихся к 486 родам и 77 семействам. За истекшие четыре десятилетия в связи с коренной реконструкцией сельского хозяйства, организацией крупного социалистического совхозного и колхозного производства, внедрением совершенной агротехники, механизацией почти всех производственных процессов, применением мелиорации, направленной на улучшение водно-воздушного режима почвы, и целого ряда других мероприятий произошли существенные изменения в составе сорной флоры и ее географии. Вместе с тем изменилось значение отдельных видов как массовых и вредоносных сорняков.

На основании исследований Всесоюзного института растениеводства, проведенных с 1967 по 1977 г. по инвентаризации сорных растений, представляется возможным охарактеризовать состав сорной флоры СССР.

В настоящее время, если не считать виды, случайно и в небольшом количестве присутствующие в посевах и посадках культурных растений, сорная флора СССР представлена 820 видами растений (агро- и гемиагрофитами), относящимися к 293 родам и 65 семействам. Сокращение количества видов сорных растений (а также родов, к которым они относятся) за последние 40 лет почти в 1.5 раза является следствием применения комплекса мероприятий, направленных на резкое повышение агрокультурного состояния полей в целом по стране.

Какие же изменения за указанное время произошли в качественном составе сорной флоры? Укажем основные из них:

1. Почти исчезла или резко снизилась роль в посевах следующих видов: *Agrostemma githago*, *Vaccaria hispanica*, *Lolium temulentum*, *Bromus secalinus*, *Avena fatua*, *Artemisia vulgaris*, *A. absinthium*, *Linaria vulgaris*, *Cichorium intybus*, *Berteroa incana*, *Potentilla argentea* и многих других.

2. Усилилась миграция видов тропического и субтропического (средиземноморского) генезиса с юга на север: *Setaria viridis*, *S. glauca*, *Echinochloa crus-galli*, *Amaranthus retroflexus*, *A. blitoides*, *A. albus*, *Ambrosia artemisiifolia*, *A. trifida*, *A. psilostachya*, *Euphorbia virgata*, *Lactuca tatarica* и др. Отметим, что заметного продвижения на юг сорных растений бореального генезиса (северных) не произошло.

3. Заметна миграция дальневосточных и восточносибирских видов сорных растений в европейскую часть СССР: *Eriochloa villosa* (обнаружен на Северном Кавказе, в Аджарии, Причерноморье и на нижней Волге); *Commelina communis*, *Monochoria korsakowii* (занесены первая на Кавказ и Украину, вплоть до Закарпатья и Полесья, вторая — в Предкавказье и на Украину в посевы риса); *Polygonum thunbergii* (сорняк рисовых полей, занесенный на чайные плантации в Закавказье); *Amethystea coerulea*, *Chenopodium aristatum* и др.

В подавляющем большинстве случаев сорные растения Дальнего Востока, как отмечает М. Г. Попов (1978), представляют заносные виды с запада: *Convolvulus arvensis*, *Cirsium setosum*, *Sonchus arvensis*, *Centaurea cyanus*, *Berteroa incana*, *Galeopsis ladanum*, *G. speciosa*.

4. Произошла значительная «сегетализация» сорной флоры, т. е. увеличение роли (числа видов, их обилия и встречаемости) сорных растений, связанных с посевами (агрофитов, адвентивных сегеталов), отсутствующих или слабо представленных в естественном растительном покрове, и, наоборот, резко сократилось количество апофитов и сорняков-останцов.

Распределение по зонам сорных растений с указанием их обилия в посевах (по 4-балльной шкале А. И. Мальцева)

Вид	Обилие по зонам				
	тайга	смешанные леса	широколиственные леса	лесостепь	степь
Многолетники					
Equisetum arvense	2	2—3	2	—	—
Elytrigia repens	3	2	2	1	—
Leymus ramosus	—	—	—	—	1—2
Euphorbia virgata	1	1	1	2—3	2—3
Convolvulus arvensis	1	2	3	3	3
Stachys palustris	3	2	2	1	—
Cirsium setosum	3—4	3—4	3—4	3—4	3
Acroptilon repens	—	—	—	—	1—2—3
Lactuca tatarica	—	—	—	1—2	2—3
Sonchus arvensis	3—4	3—4	3—4	3—4	1—2
Однолетники					
Echinochloa crus-galli	—	—	—	2—3	3—4
Setaria glauca	—	—	—	2—3	3
S. viridis	—	—	—	3	3—4
Polygonum convolvulus	3	3	3	3	3
P. lapathifolium	3	3	2—3	—	—
Chenopodium album	3	3	3	3	3
Stellaria media	3—4	2—3	1—2	1—2	—
Spergula arvensis	3	3	—	—	—
Amaranthus albus	—	—	—	2	3
A. blitoides	—	—	—	2	2—3
A. retroflexus	—	—	2	3	3
Brassica campestris	3	3	2	2	—
Sinapis arvensis	2	3	3	3	3
Raphanus raphanistrum	2—3	2—3	2	2	—
Thlaspi arvense	2—3	2—3	2—3	2—3	1—2
Galeopsis bifida	3	3	2	2	—
G. speciosa	2—3	2—3	—	—	—
G. ladanum	—	2	3	3	—
Stachys neglecta	—	—	2	3	3
Tripleurospermum inodorum	3	2—3	2	—	—
Centaurea cyanus	3	3	2	1—2	—

В таблице представлено позональное распределение сорных растений от северного предела земледелия в таежной зоне до границы с сухими степями и полупустынями — южного предела неорошаемого земледелия.

Анализ флористического состава сорных растений в географическом аспекте от зоны тайги до зоны степей (исключая Среднюю Азию и Кавказ) позволяет наиболее часто встречаемые из них распределить на три группы в зависимости от степени их распространения.

1. Виды, примерно одинаково обильные в посевах от таежной до степной зоны: из многолетников — *Cirsium setosum*, *Convolvulus arvensis*, *Sonchus arvensis* (последний лишь в зоне южных засушливых степей имеет небольшую значимость); из однолетников — *Chenopodium album*, *Polygonum convolvulus*, *Thlaspi arvense*, *Sinapis arvensis*, *Brassica campestris* (роль последней в засушливой части степной зоны значительно снижается).

2. Виды, значение которых в засорении посевов при продвижении с севера на юг уменьшается и часто уже в лесостепной и степной зонах исчезает: из многолетников — *Equisetum arvense*, *Elytrigia repens*, *Stachys palustris*; из однолетников — *Spergula arvensis*, *Stellaria media*, *Polygonum lapathifolium*, *Galeopsis speciosa*, *G. bifida*, *Raphanus raphanistrum*, *Centaurea cyanus*, *Apera spica-venti*, *Tripleurospermum inodorum*.

3. Виды, роль которых в засорении посевов при продвижении с юга на север (от степной к таежной зоне) снижается: многолетники — *Euphorbia virgata*, *Lactuca tatarica* (в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке близкий вид — *Lactuca sibirica*), *Acroptilon repens*; однолетники — *Echinochloa crus-galli*, *Setaria viridis*, *S. glauca*, *Amaranthus retroflexus*, *A. albus*, *A. blitoides*, *Stachys neglecta*, *Sideritis montana*, *Hibiscus trionum*, *Solanum nigrum*, *Neslia paniculata* и др.

Состав главнейших, наиболее устойчивых и широкораспространенных сорных растений по ботанико-географическим зонам СССР представлен ниже.

Таежная зона (хвойные леса)

Многолетники — *Sonchus arvensis*, *Cirsium setosum*, *Equisetum arvense*, *Elytrigia repens*, *Artemisia vulgaris*; однолетники — *Chenopodium album*, *Tripleurospermum inodorum*, *Polygonum lapathifolium*, *P. convolvulus*, *Spergula arvensis*, *Stellaria media*, *Galeopsis speciosa*, *G. bifida*, *Centaurea cyanus*, *Bidens tripartita*, *Viola arvensis*, *Myosotis arvensis*, *Scleranthus annuus*, *Arenaria serpyllifolia*, *Silene cucubalus*.

Зона смешанных, широко- и мелколиственных лесов

Многолетники — *Cirsium setosum*, *Sonchus arvensis*, *Convolvulus arvensis*, *Equisetum arvense*, *Euphorbia virgata*, *Elytrigia repens* (сравнительно редко), *Artemisia vulgaris*; однолетники — *Chenopodium album*, *Polygonum convolvulus*, *P. lapathifolium*, *Silene cucubalus*, *Neslia paniculata*, *Brassica campestris*, *Raphanus raphanistrum*, *Sinapis arvensis*, *Amaranthus retroflexus*, *Tripleurospermum inodorum*, *Bidens tripartita*, *Centaurea cyanus*, *Cannabis ruderalis* (Сибирь и восток европейской части СССР).

Лесостепная зона

Многолетники — *Convolvulus arvensis*, *Cirsium setosum*, *Sonchus arvensis*, *Euphorbia virgata*; однолетники — *Chenopodium album*, *Setaria glauca*, *Echinochloa crus-galli*, *Avena fatua* (преимущественно Сибирь), *Cannabis ruderalis* (Сибирь), *Polygonum convolvulus*, *P. lapathifolium*, *Delphinium consolida*, *Fagopyrum tataricum*, *Thlaspi arvense*, *Sinapis arvensis*, *Galeopsis ladanum*, *Stachys neglecta*, *Amethystea coerulea* (только в азиатской части СССР), *Centaurea cyanus*, *Reseda lutea*, *Medicago lupulina* (в западной части зоны), *Erigeron canadensis* (запад зоны), *Lactuca serriola* (запад зоны), *Chenopodium aristatum* (восток зоны).

Степная зона

Многолетники — *Convolvulus arvensis*, *Cirsium setosum*, *Lactuca tatarica*, *Euphorbia virgata*, *Erucastrum armoracioides*, *Acroptilon repens* (только в засушливых районах на юге и юго-востоке зоны), *Chondrilla juncea*; однолетники — *Setaria viridis*, *Echinochloa crus-galli*, *Avena fatua* (в восточных районах зоны в посевах яровых зерновых), *Polygonum convolvulus*, *Chenopodium album*, *Salsola pestifer*, *S. collina*, *Amaranthus retroflexus*, *A. blitoides*, *A. albus*, *Descurainia sophia*, *Sinapis arvensis*, *Reseda lutea*, *Hibiscus trionum* (западная часть зоны), *Tribulus terrestris*, *Falcaria sioides*, *Heliotropium ellipticum*, *Lappula myosotis*, *Stachys neglecta*, *Sideritis montana*, *Solanum nigrum*, *Galium tricorne*, *Lactuca serriola*, *Xanthium strumarium*.

Средняя Азия и Южный Казахстан

Поливные земли

Многолетники — *Cynodon dactylon*, *Cyperus rotundus*, *Sorghum halepense*, *Phragmites australis*, *Bolboschoenus maritimus*, *Cardaria draba*, *Glycyrrhiza glabra*, *Alhagi* sp. div., *Convolvulus arvensis*, *C. pilosellifolius*, *Dodartia orientalis*, *Plantago lanceolata*, *Karelinia caspica*, *Cichorium intybus*.

Однолетники — *Echinochloa crus-galli*, *E. oryzoides*, *Setaria viridis*, *S. glauca*, *S. verticillata*, *Eragrostis pilosa*, *E. poaeoides*, *E. cilianensis*, *Rumex halacsyi*, *Chenopodium album*, *Atriplex tatarica*, *A. flabellum*, *Portulaca oleracea*, *Descurainia sophia*, *Sisymbrium loeselii*, *S. irio*, *S. septulatum*, *Hibiscus trionum*, *Solanum nigrum*, *Lactuca serriola*.

Богарные земли

Многолетники — *Alhagi* sp. div., *Convolvulus arvensis*, *Acroptilon repens*, *Haplophyllum* sp. div., *Sophora pachycarpa*, *Glycyrrhiza glabra*, *Cynodon dactylon*, *Sorghum halepense*, *Psoralea drupacea*, *Centaurea squarrosa*, *Erucastrum armoracioides*.

Однолетники — *Avena fatua*, *A. ludoviciana*, *Phalaris minor*, *Lolium* sp. div., *Bromus* sp. div. (*Anisantha*), *Hordeum spontaneum*, *Polygonum*, *convolvulus*, *Atriplex labellum*, *Spinacia turkestanica*, *Vaccaria hispanica*, *Delphinium orientale*, *Papaver pavoninum*, *Roemeria refracta*, *Vicia hyrcanica*, *Scandix pecten-veneris*, *Turgenia latifolia*, *Eremodaucus lehmannii*, *Heliotropium lasiocarpum*, *Heterocaryum* sp. div., *Galium tricorne*, *Koelpinia linearis*, *Centaurea depressa*.

Кавказ и Закавказье

Природные условия Кавказа и Закавказья чрезвычайно разнообразны (от влажных субтропиков и полупустынь до субальпийского и альпийского поясов), на сорную растительность здесь влияет вертикальная поясность.

На плантациях субтропических культур (чая и цитрусовых) специфическими сорняками являются *Pteridium tauricum*, *Pollinia imberbis*, *Paspalum paspaloides*, *Digitaria* sp. div., *Cynodon dactylon*, *Cyperus rotundus*, *Setaria* sp. div., *Echinochloa crus-galli*, *Physalis alkekengi*, *Convolvulus arvensis*.

На полях хлопчатника главнейшие сорные растения те же, что и в Средней Азии.

На рисовых полях кроме сорняков, отмеченных для этой культуры в Средней Азии и на Дальнем Востоке, в последнее время распространился *Paspalum paspaloides*.

Сорная растительность зерновых и пропашных культур представляет наиболее богатую и разнообразную по составу группу сегетальных растений (не меньше 500—600 видов). На сорной растительности очень сильно отражается высотное расположение полей. Для западной части Северного Кавказа характерны сорняки степной и лесостепной зон европейской части СССР. В восточной части Северного Кавказа сорная растительность имеет более ксерофильный облик и сходна с таковой в сухостепной зоне Причерноморья и юго-востока европейской части СССР. По мере поднятия в горы уменьшаются число видов и обилие степных сорняков, которые уступают свое место более мезофильным сорнякам лесостепной и лесной зон. Массовыми, более устойчивыми сорняками в горах, как и на низменности, являются *Cirsium setosum*, *Convolvulus arvensis*, *Cynodon dactylon*.

На низменностях и в предгорьях Закавказья зерновые засорены *Convolvulus arvensis*, *Acroptilon repens*, *Sorghum halepense*, *Lepidium draba*, *Galium tricorne*, *Lolium rigidum*, *L. temulentum*, *Avena ludoviciana*, *Rapistrum rugosum*, *Sinapis arvensis*, *Brassica campestris*, *Vaccaria hispanica*, *Bupleurum rotundifolium*, *Bifora radians*, *Caucalis daucoides*, *Centaurea depressa*, *Cephalaria syriaca*.

Наиболее злостные сорняки отдельных культур

Хлопчатник. Многолетники — *Cynodon dactylon*, *Phragmites australis* (на заболоченных почвах), *Sorghum halepense*, *Cyperus rotundus*; однолетники — *Echinochloa crus-galli*, *Setaria glauca*, *S. viridis*, *Chenopodium album*, *Amaranthus*, *retroflexus*, *A. blitoides*, *A. albus*, *Portulaca oleracea*, *Hibiscus trionum*, *Solanum nigrum*, *Xanthium strumarium*.

Лён. Многолетники — *Elytrigia repens*, *Cirsium setosum*, *Sonchus arvensis*; однолетники — *Chenopodium album*, *Tripleurospermum inodorum*, *Polygonum convolvulus*, *P. lapathifolium*, *Spergula arvensis*, *Lolium remotum* (преимущественно в западных районах льносеяния: Белоруссия, Украина), *Commelina communis* (на Дальнем Востоке).

Рис. Многолетники — *Typha latifolia*, *T. angustifolia*, *Alisma plantago-aquatica*, *Sagittaria trifolia*, *Butomus umbellatus*, *Phragmites australis*, *Bolboschoenus maritimus*, *Eleocharis* sp. div., *Monochoria korsakovii*; однолетники — *Echinochloa oryzoides*, *E. crus-galli*.

Свекла. Многолетники — *Cirsium setosum*, *Sonchus arvensis*; однолетники — *Polygonum lapathifolium*, *P. convolvulus*, *Chenopodium album*, *Amaranthus retroflexus*, *Setaria glauca*, *Echinochloa crus-galli*, *Brassica campestris*, *Raphanus raphanistrum*, *Sinapis arvensis*.

Клевер и люцерна. Паразитные сорняки, различные виды повилики: *Cuscuta epithymum*, *C. trifollii*, *C. europaea*, *C. epilinum*, *C. australis*, *C. campestris*, *C. suaveolens*, *C. approximata*, *C. gronovii* и др.

Основные закономерности динамики сорной растительности в посевах в зависимости от агротехники

Динамика сорных растений в связи с продолжительностью возделывания культуры на поле и уровнем агротехники освещена в работах А. В. Вазингер-Алекторовой (1931), Л. И. Казакевича (1933), В. В. Никитина (1945, 1957), А. А. Гроссгейма (1948), В. В. Туганаева (1977) и др.

Казакевич рассматривает последовательность смены биоморф сорных растений на юго-востоке европейской части СССР, происходящую по мере увеличения продолжительности освоения поля после распашки целины, в следующей последовательности отдельных стадий: 1) бурьянистая, 2) корневищная, 3) корнеотпрысковая, 4) однолетние сегетальные растения.

Вазингер-Алекторова для рисовых полей Дальнего Востока установила в зависимости от степени приспособленности к культуре следующие этапы сорной растительности: 1) сорняки-останцы (суходольные и болотные), 2) гидрофилы (водно-болотные), 3) специализированные сегеталы.

Гроссгейм обращает внимание на то, что среди сорных растений Кавказа можно отметить несколько ступеней «сорности» по приспособленности к сегетальным условиям: 1) аборигенные сорняки (останцы), растения окружающей дикой флоры; 2) сорные растения, иногда совершенно чуждые окружающей природе, и специализированные для данной культуры сорняки, приспособившие цикл своего развития и свои морфологические особенности к данному культурному растению.

В отличие от Казакевича, определяющего в основном динамику сорных растений в посевах по биоморфам, Гроссгейм и Вазингер-Алекторова ступени «сорности» устанавливают по степени приспособленности сорных растений к сегетальным условиям.

Применительно к основным культурам орошаемого земледелия хлопковой зоны Средней Азии закономерности изменения состава сорных растений в связи с увеличением продолжительности возделывания культуры, а также с повышением уровня агротехники, по нашему мнению, следующие: 1) сорняки-останцы (апофиты многолетние, преимущественно стержнекорневые, и однолетники рудеральные растения); сорняки, неустойчивые в посевах; 2) сорняки аборигенные, преимущественно корнеотпрысковые и корневищные (апофиты), для которых условия развития в посевах достаточно благоприятны; они сравнительно устойчивы в посевах при экстенсивной агротехнике; 3) сорняки сегетальные, преимущественно корнеотпрысковые, археофиты и неофиты, обладающие высокой устойчивостью в посевах, искоренение которых возможно при введении правильных севооборотов в сочетании с интенсивной обработкой почвы; 4) сорняки сегетальные однолетники — неофиты, удерживающиеся в посевах в результате высокой плодовитости, неравномерного и растянутого прорастания семян, способности давать в течение вегетационного периода несколько поколений. Это наиболее устойчивая группа сорных растений в посевах.

Обобщая свои наблюдения, а также данные, имеющиеся в литературе, смену сорных растений и отдельных биологических групп по преобладанию их в посевах (в связи с интенсификацией агротехники) можно представить в следующем виде.

Для большей части территории СССР — зоны тайги, широко- и мелколиственных лесов, лесостепи, степи:

1. Сорняки-останцы — многолетние апофиты (стержнекорневые, кистекорневые, дерновые, луковичные) и рудеральные однолетники.

2. Сорняки корнеотпрысковые — апофиты или археофиты (бодяк щетинистый, осот полевой, вьюнок полевой, молокан татарский, молочай прутьевидный) — довольно устойчивые в посевах, поддающиеся уничтожению при повышении уровня агротехники, в первую очередь при более тщательной обработке почвы.

3. Однолетние сорняки, сегеталы, антропохоры, неофиты и археофиты (щирицы, щетинники, куриное просо, марь белая, некоторые крестоцветные) — довольно устойчивые в пропашных, особенно низкорослых культурах (свекла, огородные, бахчевые), а также в кукурузе, подсолнечнике; они поддаются уничтожению при введении севооборотов и высокой агротехнике.

Для поливного земледелия в пустынной и сухостепной зонах Средней Азии и Южного Казахстана, Кавказа и юга Украины, а отчасти и Дальнего Востока последовательность смены видов сорных растений и типов засорения в целом такая же, как и для хлопковой зоны Средней Азии: 1) сорняки-останцы, преимущественно стержнекорневые, 2) сорняки аборигенные, корнеотпрысковые и корневищные, 3) сорняки корневищные (свинорой, сыть, гумай) и корнеотпрысковые (вьюнок), сегетальные, археофиты или неофиты, 4) сорняки однолетники, сегетальные, антропохоры, неофиты.

На изменение видового состава и обилие отдельных видов сорных растений, особенно однолетников, кроме агротехники, оказывают влияние метеорологические условия не только текущего, но и предшествующих лет, от чего зависят периодически повторяемые вспышки засоренности посевов отдельными видами сорных растений.

В связи с изменением теплового режима по отдельным циклам вековых колебаний изменяется соотношение в агрофитоценозах сорных растений, предъявляющих различные требования к этому фактору. В природе при циклическом повышении температур (против средних многолетних) усиливается роль теплолюбивых сорных растений, и наоборот, в годы с пониженными температурами преобладают менее требовательные к теплу сорные растения.

Длительный и краткосрочный прогноз динамики засорения полей значительно облегчит борьбу с наиболее вредоносными сорными растениями

ЛИТЕРАТУРА

Бур'яни України. 1973. Київ.

Вазингер-Алекторова А. В. 1931. Характеристика засоренности рисовых полей южного Приморья Дальневосточного края СССР.

Воробьев Н. Е. 1973. Сорные растения агрофитоценозов Причерноморской степи УССР. Взаимоотношение между культурными и сорными растениями и пути управления ими. Автореф. докт. дис. Казань.

Гроссгейм А. А. 1948. Растительный покров Кавказа.

Казакевич Л. И. 1933. Основы районирования засоренности зерновой зоны и важнейшие мероприятия по борьбе с сорняками.

Никитин В. В. 1945. Динамика сорной растительности посевов хлопчатника. Изв. Туркм. филиала АН СССР, 3—4. — 1957. Сорная растительность Туркмении.

Попов М. Г. 1978. Растительность Дальнего Востока и ее происхождение.

Сорные растения СССР. 1934—1935. I—IV.

Сорные растения Таджикистана. 1953. Под ред. И. Т. Васильченко.

Туганаев В. В. 1977. Флоро-геоботанические закономерности и история агрофитоценозов Волжско-Камского края. Автореф. докт. дис.

Ульянова Т. Н. 1978. Сегетальная флора Приморского края. Бот. ж., 63, 7.

Шлякова Е. В. 1978. Сорные растения посевов Смоленской области. Бот. ж., 63, 8.

Всесоюзный институт растениеводства, Ленинград.

Получено 12 V 1978.

SUMMARY

On the basis of studies on inventory of ruderal plants, carried out by the All-Union Plant Culture institute during 1967—1977, the USSR ruderal flora composition is analysed. Changes are traced that have occurred in ruderal flora composition as compared with the last inventory of 1930-es.

УДК 58.036 : 582.26

И. Г. Завадская, Т. А. Антропова

О ТЕПЛОУСТОЙЧИВОСТИ КЛЕТОК ДВУХ ВИДОВ ЭЛОДЕИ, РАЗЛИЧАЮЩИХСЯ ПО ТЕПЛОЛЮБИВОСТИ

I. G. ZAVADSKAYA, T. A. ANTROPOVA. ON CELL THERMORESISTANCE OF TWO *ELODEA* SPECIES, DIFFERING IN THERMOPHILY

Теплоустойчивость клеток *Elodea densa* Casp. и *E. canadensis* Rich.[1] соответствует температурным условиям их ареалов: она значительно выше у теплолюбивой *E. densa*. Различия в терморезистентности обнаружены по остановке движения сферосом и хлоропластов, а также по подавлению способности к плазмолизу клеток листьев после краткосрочных прогревов. Растения элодеи не изменяют терморезистентности движения сферосом при варьировании температуры культивирования в пределах толерантной зоны, но повышают теплоустойчивость в ответ на действие супероптимальной температуры. В отличие от большинства цветковых наземных растений у элодей крайне слабо выражена способность клеток репарировать тепловое повреждение движения протоплазмы.

К настоящему времени накопилось большое количество фактов, показывающих, что у видов, обитающих при более высокой температуре, по сравнению с холодолюбивыми клеточные функции и белки устойчивее к нагреву. Эта закономерность обнаружена главным образом у наземных цветковых растений (Библь, 1965; Александров, 1975, 1977, и др.). Однако очень мало данных о связи между терморезистентностью клеток и теплолюбивостью у высших водных растений. Известна лишь работа Н. Л. Фельдман и М. И. Лютовой (1962), изучивших теплоустойчивость растений нескольких видов из сем. *Potamogetonaceae*. Авторы обнаружили существенно более низкий уровень терморезистентности у северных видов рода *Zostera* по сравнению с обитающими в водоемах южных морей.

Реакция на температурные воздействия при культивировании растений также изучена более детально и на большем материале у высших растений по сравнению с цветковыми — обитателями водной среды. Более чем у 60 видов наземных высших растений обнаружены способность к тепловой закалке клеток и отсутствие изменений теплоустойчивости движения протоплазмы при колебаниях температуры среды в толерантной зоне. Лишь у трех видов *Zostera* (Фельдман, Лютова, 1962) и у водного растения *Cabomba aquatica* (Денько, 1964) выявлена способность к тепловой закалке клеток и неизменности теплоустойчивости движения протоплазмы при варьировании температур в биокинетической зоне.

Представители рода элодеи являются классическим объектом для физиологических и цитофизиологических исследований по следующим причинам:

1) листья элодеи легко микроскопируются без дополнительных воздействий, необходимых в работе с наземными растениями (инфильтрация, использование сред с определенным показателем преломления и т. д.);

2) лист элодеи состоит из двух слоев клеток, выполняющих одновременно функцию эпидермы и ассимилирующей ткани;

[1] Латинские названия растений даны по «Флоре СССР» (1934, III).

3) в клетках листьев имеют место два типа движения протоплазмы — спонтанное, неупорядоченное, наблюдаемое по перемещению сферосом, и ротационное, возникающее под влиянием света, определяемое по перемещению хлоропластов;

4) растения элодеи легко культивируются в аквариумах.

Все это обусловило широкое использование элодеи в экспериментах по изучению различных клеточных функций и влияния на них разнообразных агентов. Вместе с тем очень слабо исследована реакция клеток элодеи на температурные воздействия (Sapper, 1935; Zurzycki, 1951; Камия, 1962).

В настоящей работе содержатся результаты сравнительных исследований терморезистентности некоторых клеточных функций и температурной адаптации двух видов элодеи, различающихся по теплолюбивости.

Материал и методика

Объектами исследования были растения *Elodea densa* Casp. и *E. canadensis* Rich. Их ареалы значительно различаются по температурным условиям. Род *Elodea* включает 17 видов, среди которых 9 происходят из Северной Америки, 8 — из Южной. *E. canadensis* относится к первой группе, распространенной от Квебека до Северной Каролины. После того, как этот вид вывезли в Европу, его ареал стал простираться по всей Центральной и Северной Европе, Западной и Восточной Сибири. Здесь элодея зимует при 3—5° С и часто вмерзает в лед, а ранней весной начинает вегетировать (Мишин, Грибовская, 1969). Таким образом, *E. canadensis* — весьма холодоустойчивый вид.

E. densa происходит из Южной Америки и широко распространена там в теплых источниках, встречается также в южных районах Франции, Италии, Японии (John, 1961; Feuillade, 1962) и в теплых водоемах Абхазии («Флора СССР», 1934, I).

Растения обоих видов мы культивировали в аквариумах при комнатной температуре (20—24° С) и естественном освещении ($\approx$200 лк).

Исследования проводили на листьях, расположенных на 2—3 см ниже верхушки стебля.

Первичная теплоустойчивость [2] клеток определялась минимальной температурой краткосрочного нагрева, останавливающего движение сферосом или хлоропластов или же подавляющего способность к плазмолизу. Последнее дает возможность судить о теплоустойчивости избирательной проницаемости мембран для плазмолитика. В качестве плазмолитика использовали 0.3 *M* раствор KNO_3, превышающий изоосмотическую концентрацию на 0.15 *M*. В опытах с плазмолизом мерой теплоустойчивости была та температура 5-минутного нагрева, после которого плазмолиз имел место не более чем в 10 клетках листа. В опытах с движением протоплазмы использовались разные сроки нагрева. Перед определением устойчивости к нагреву движения хлоропластов листья помещали на 30—40 мин под настольную лампу ($\approx$1100 лк) для возбуждения во всех клетках листа ротационного движения хлоропластов.

Интервал температур при прогревах всегда составлял 0.4°, повторность определений была не менее 9-кратной. Сразу после прогрева листья просматривались под микроскопом (об. 70×, ап. 1.23, водная иммерсия, ок. 5×).

Результаты

Данные по теплоустойчивости клеточных функций элодеи представлены в табл. 1. Полученные нами величины устойчивости к 5-минутному нагреву совпали с теми, которые указываются по остановке движения

[2] Первичная теплоустойчивость — устойчивость клеток, определяемая сразу после интенсивного нагрева, при котором они лишены возможности активно сопротивляться тепловому повреждению путем репарации или адаптивного повышения уровня своей устойчивости (Александров, 1965).

сферосом для *Elodea densa* в работе Зужицкого (Zurzycki, 1951) и по подавлению способности к плазмолизу клеток *E. canadensis* в исследованиях Белерадека и Мелишара (Bêlerádek, Melischar, 1935). Из таблицы видно, что по всем показателям терморезистентность клеток *E. densa* выше по сравнению с *E. canadensis*. Кроме того, для подавления движения сферосом у обоих видов растений требуется значительно более высокая температура нагрева, чем для остановки движения хлоропластов. Что является причиной этого явления, пока сказать трудно.

ТАБЛИЦА 1

Устойчивость к 5-минутному нагреву клеток листьев *Elodea densa* и *E. canadensis*

Показатели жизнеспособности клеток	Устойчивость, °C		Разность в устойчивости между *E. densa* и *E. canadensis*	P разности
	E. densa	*E. canadensis*		
Движение сферосом	45.2	42.7	2.5	0.001
Движение хлоропластов	41.2	40.2	1.0	0.01
Способность к плазмолизу	53.6	52.4	1.2	0.001

Чтобы убедиться в том, что различия в теплоустойчивости движения протоплазмы клеток двух видов элодеи не связаны с разной исходной скоростью ее движения, было предпринято специальное исследование. Скорость движения органоидов измеряли с помощью окуляр-микрометра. Отмечалось время прохождения сферосомы или хлоропласта между двумя большими делениями окуляр-микрометра. Таких измерений было сделано по 3 в 10 клетках 6 листьев. Как видно из табл. 2, скорость перемещения обоих органоидов в клетках *E. canadensis* значительно выше, а теплоустойчивость движения органоидов у этого вида ниже (см. табл. 1). Полученные результаты опровергают представления Бакановой (1970) о том, что величина теплоустойчивости, устанавливаемая по температуре, прекращающей движение протоплазмы, зависит от скорости ее движения. Аналогичные данные уже были получены нами ранее для других растений (Александров, Завадская, 1971).

ТАБЛИЦА 2

Скорость движения сферосом и хлоропластов (мкм/с) двух видов *Elodea*

Органоиды	*E. densa*	*E. canadensis*
Сферосомы	8.5±0.21	13.1±0.41
Хлоропласты	4.1±0.31	9.5±0.39

Температурная устойчивость движения сферосом была нами изучена и при более длительных прогревах. Результаты этих исследований представлены на рис. 1. Кривые показывают, что при всех экспозициях теплоустойчивость движения сферосом в клетках *E. densa* значительно выше по сравнению с *E. canadensis* (во всех точках различия статистически достоверны). Обращает на себя внимание, однако, форма кривых теплоустойчивости. У *E. canadensis* левая часть кривой при температурах ниже 38° имеет слабо выраженный наклон вверх. У *E. densa*, напротив, ниже 43° кривая резко отклоняется в противоположную сторону. Как известно (Александров, 1975, 1977), перелом кривых теплоустойчивости вверх при снижении температуры обусловлен тем, что при температуре ниже области перелома клетки становятся способными противодействовать повреждающему влиянию нагрева. Подобного рода кривые с прямолиней-

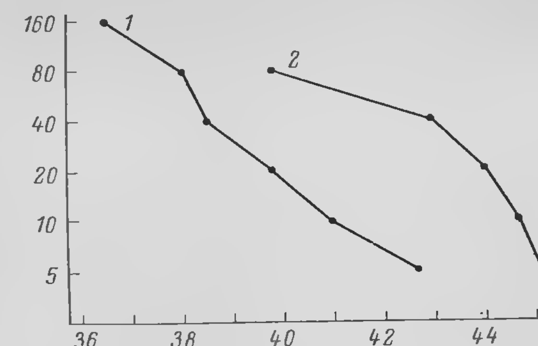


Рис. 1. Зависимость от нагрева длительности сохранения движения протоплазмы, определяемого по перемещению сферосом, в клетках листьев *Elodea canadensis* Rich. (*1*) и *E. densa* Casp. (*2*).

По оси абсцисс — температура нагрева (°C), *по оси ординат* — продолжительность сохранения движения (логарифмическая шкала).

ным участком в зоне интенсивных нагревов и более или менее крутым переломом вверх при переходе к области менее интенсивных нагревов получены при исследовании многих высших растений. Форма кривой теплоустойчивости клеток *E. canadensis* сходна с таковыми для высших наземных растений, в то время как *E. densa* напоминает по форме кривые, полученные на изолированных мышцах теплокровных животных. Можно было предположить, что разный характер кривых теплоустойчивости клеток двух видов элодеи определяется различной их способностью к репарации теплового повреждения. В пользу этого допущения говорит тот факт, что в изолированных тканях теплокровных репарация термического повреждения выражена очень слабо. Чтобы проверить это, нами были поставлены следующие опыты. Листья нагревали при температурах, останавливающих полностью движение сферосом во всех клетках листа, начиная от минимальной, с интервалом в 1° в течение 5 мин. После прогрева клетки просматривали ежедневно до тех пор, пока либо восстанавливалось движение протоплазмы, либо наступали коагуляция протоплазмы и гибель клеток.

Оказалось, что у *E. densa* клетки лишены способности восстанавливать полностью остановленное нагревом движение сферосом. В соответствии с этим, вероятно, кривая теплоустойчивости движения сферосом клеток *E. densa* дает перелом в области низких температур вниз, а не вверх, как это имеет место у растений с хорошо выраженной репараторной способностью. Клетки *E. canadensis* по сравнению с клетками *E. densa* менее теплоустойчивы, однако в отличие от них обладают, хотя и незначительной, репараторной способностью. Репараторная зона, т. е. длина отрезка температурной шкалы, на протяжении которого выключение данной функции при 5-минутном нагреве оказывается еще обратимым, составляет 1.0°. В соответствии с этим кривая терморезистентности движения сферосом *E. canadensis* отличается от таковой у *E. densa*. Здесь следует напомнить, что Белерадек и Мелишар (Bêlerádek, Melischar, 1935), изучая теплоустойчивость клеток *E. canadensis*, также получили кривую, по форме напоминающую таковую в наших опытах с *E. densa*. Однако они использовали в качестве критерия не длительность сохранения движения протоплазмы, а продолжительность сохранения способности клеток к плазмолизу при разных температурах нагрева. Перелом вниз произошел при экспозициях более 300 мин и температурах ниже 44°. Это обусловлено тем, что подавленная способность к плазмолизу, как правило, не восстанавливается (Александров, 1975), поэтому, как и в случае с *E. densa*, у которой отсутствует репараторная способность подавленного полностью движения сферосом, здесь кривая теплоустойчивости полупроницаемости мембран имеет наклон вниз.

Любопытными оказались данные, полученные нами по восстановлению подавленной нагревом способности хлоропластов приходить в движение под влиянием света. Опыты проводились следующим образом. Листья *E. densa* выдерживали в полной темноте в течение 72 ч. Предварительно было установлено, что движение хлоропластов в клетках таких листьев, помещенных на столик микроскопа, начинается через 2—3 мин под влия-

нием света от лампы ОИ-19 для микроскопа. Поэтому для определения терморезистентности «пускового механизма» движения хлоропластов выдержанные в темноте листья прогревали в течение 1 мин и помещали на освещенный столик микроскопа с некоторым запасом времени — на 5—6 мин. За величину теплоустойчивости принимали минимальную температуру, после действия которой в течение этого времени не начиналось движения хлоропластов ни в одной клетке поля зрения. Для определения репараторной способности этого механизма листья, прогретые в течение 1 мин при разных температурах с интервалом в 1°, оставляли при комнатной температуре и следили в течение нескольких дней за возобновлением способности хлоропластов реагировать на свет движением. Оказалось, что терморезистентность «пускового механизма» движения хлоропластов равна 38.9°, т. е. на 10° ниже, чем теплоустойчивость движения сферосом при той же экспозиции нагрева (49.0±0.2). Максимальная температура, после действия которой еще восстанавливается способность к «пуску» хлоропластов, 46.9°±0.2. Таким образом. зона репарации в этом случае равна 8.0°, в то время как полностью подавленное движение сферосом не восстанавливается вовсе. Поскольку для повреждения «пускового механизма» движения хлоропластов нужен нагрев значительно меньшей силы, клетка в целом повреждается меньше и она может справиться с этим повреждением. Поэтому неправильным было бы утверждение, что клетки *E. densa* вовсе лишены репараторной способности. Они могут восстанавливать после теплового повреждения лишь крайне термолабильные функции.

В нашу задачу входило также выяснить, способны ли клетки элодеи реагировать на перемену внешних температурных условий, лежащих в пределах биокинетической зоны. В этой серии опытов растения обоих видов были помещены на 21 сутки в камеры с искусственным освещением лампами дневного света 2000 лк при 13° («холодные» растения) и при 24° («теплые»). До переноса в камеры они находились при 24° в комнате и при дневном освещении 200 лк. Результаты опытов показаны в табл. 3. Выдерживание растений обоих видов при 13° практически не повлияло на теплоустойчивость движения сферосом и способность к плазмолизу.

ТАБЛИЦА 3

Влияние температуры, при которой выдерживалась элодея, на устойчивость клеток листьев к 5-минутному нагреву

Показатели жизнеспособности	Температура в камере (°С) в течение 21 суток	*E. densa*	*E. canadensis*
Движение сферосом	24	45.4±0.1	43.6±0.1
	13	45.4±0.2	44.0±0.1
Способность к плазмолизу	24	52.5±0.3	50.6±0.2
	13	52.8±0.2	51.4±0.3

Для того чтобы исследовать реакцию клеток элодеи на действие супероптимальной температуры, растение помещали в водную камеру на определенное время при заданной температуре. У многих наземных растений повышение теплоустойчивости разных функций удается получить при 3-часовом нагревании при супероптимальной температуре. Предварительные опыты показали, что 3-часовая экспозиция у элодеи дает очень малый эффект закалки, не превышающий 1°, по движению сферосом. Поэтому в следующей серии опытов срок закаливания был сокращен до 1 ч, а температура закалки соответственно увеличена. При часовом нагреве движение сферосом при 36° несколько замедлялось, а при более высоких температурах оно было не во всех клетках. Через 24 ч движение сферосом в большинстве клеток листа нормализовалось. Эффект закалки

Рис. 2. Одночасовая тепловая закалка листьев *Elodea canadensis* (*1*) и *E. densa* (*2*).

По оси абсцисс — температура закаливания (°С); *по оси ординат* — температура (°С) 5-минутного нагрева, останавливающего движение сферосом. *Вертикальные черточки* — 95%-е доверительные интервалы.

при этом по сравнению с 3-часовыми закалками оказался больше и достигал 2°. Диапазон закаливающих температур оставался таким же узким, как и при 3-часовых закалках — не более 3° (рис. 2).

Таким образом, оба вида элодеи способны повышать уровень теплоустойчивости клеток в ответ на действие супероптимальной температуры и не изменяют терморезистентность движения сферосом и полупроницаемости мембран для плазмолитика при снижении температуры культивирования в толерантной зоне.

Обсуждение

Результаты наших исследований показали, что устойчивость к нагреву движения сферосом и хлоропластов и устойчивость способности к плазмолизу у клеток теплолюбивого вида *E. densa* выше. Эти результаты находятся в хорошем согласии с данными, полученными для водорослей, морских трав и наземных высших растений (Александров, 1975, 1977).

Что же лежит в основе различий теплоустойчивости клеточных функций близкородственных видов, обладающих разной теплолюбивостью, в данном случае элодей? В. Я. Александров (1965, 1975, 1977) выдвинул гипотезу, согласно которой разница в первичной теплоустойчивости клеточных функций является следствием различия в термостабильности протоплазматических белков, что в свою очередь отражает различие в конформационной гибкости макромолекул. Для нормального функционирования клеток требуется соответствие между температурой существования вида и определенным уровнем конформационной гибкости белков. В процессе эволюции растения приспосабливались как к более высоким, так и к более низким температурам. Структура макромолекул холодолюбивых организмов должна быть более подвижной, чтобы иметь возможность осуществлять необходимые для нормального функционирования конформационные переходы при понижении температуры. Напротив, для теплолюбивых организмов, функционирующих в условиях повышенной температуры, нужна более высокая жесткость и тем самым бóльшая термостабильность белковых молекул.

Увеличение жесткости макромолекул происходит и при некоторых внешних воздействиях, например при тепловой закалке клеток. Как показали наши данные, клетки элодеи не отличаются от клеток других водных и большинства исследованных наземных растений по своим реакциям на изменения температуры. Они не сдвигают теплоустойчивости движения протоплазмы и способности к плазмолизу при варьировании температуры среды в толерантной зоне и отвечают повышением устойчивости к нагреву в ответ на действие супероптимальной температуры. Аналогичные результаты были получены и другими авторами на водных высших растениях (Sapper, 1935; Фельдман, Лютова, 1962; Денько, 1964), на водорослях (Лютова и др., 1977) и на мхах (Антропова, 1975).

Сопоставление результатов наших опытов с литературными данными выявляет своеобразную особенность водных растений. Она заключается в том, что хотя клетки обитателей водоемов обладают способностью к тепловой закалке, при этом повышение устойчивости к нагреву происходит в очень узком интервале закаливающих температур; тогда как для выс-

ших наземных растений зона закаливающих температур равна 7—10° (Александров, 1975), для водных растений она не бывает более 4°. Пока трудно сказать, с чем это связано. Не исключено, что это различие обусловлено более стенотермными условиями существования водных растений по сравнению с наземными.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Я. 1965. О биологическом смысле соответствия уровня теплоустойчивости белков температурным условиям существования. Усп. соврем. биол., 60, 1. — 1975. Клетка, макромолекулы и температура. — (Alexandrov V.) 1977. Cells, molecules and temperature.

Александров В. Я., И. Г. Завадская. 1971. Движение протоплазмы как критерий устойчивости растительных клеток к действию повреждающих агентов. Бот. ж., 56, 3.

Антропова Т. А. 1975. Изучение температурной адаптации некоторых видов мхов. Канд. дис. Л.

Баканова Л. В. 1970. Изучение сравнительной жароустойчивости листьев и колосковых чешуй некоторых злаков. Физиол. раст., 17, 1.

Библь Р. 1965. Цитологические основы экологии растений.

Денько Е. И. 1964. Влияние температуры культивирования на устойчивость клеток *Cabomba aquatica* Aubl. к различным воздействиям. В кн.: Клетки и температура среды. Л.

Камия Н. 1962. Движение протоплазмы.

Лютова М. И., В. Я. Александров, Н. Л. Фельдман. 1977. Повышение теплоустойчивости клеток морских и пресноводных водорослей при действии супероптимальных температур. Цитология, 19, 4.

Мишин Г. М., И. Ф. Грибовская. 1969. Экология канадской элодеи *Elodea canadensis* Rich. в водоемах Среднего Урала. НДВШ, Биол. науки, 7, 67.

Фельдман Н. Л., М. И. Лютова. 1962. Исследование теплоустойчивости клеток некоторых морских трав. Бот. ж., 47, 4.

Bělehràdek J., J. Melischar. 1935. Laction diffèrente des température clevées et des températures norma les sur la survie de la cellule végétale (*Helodea canadensis* Rich.). Biologia generalis, 6, 1.

Feuillade J. 1962. Une plante aquatique nouvelle pour la France *Elodea densa* (Planch.). Casp. Bull. Linn. Normandie, 10, 2.

John H. 1961. Monograph of the genus *Egerie* Planchon. Darwiniana, 12, 2.

Sapper J. 1935. Versuche zur Hitzeresistenz der Pflanzen. Planta, 23, 4.

Zurzycki J. 1951. The influence of temperature on the protoplasmic streaming in *Elodea densa* Casp. Acta Soc. Bot. Poloniae, 21, 2.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 24 VIII 1978.

SUMMARY

The cell thermoresistance of plants of *Elodea densa* and *E. canadensis* correlated with the plant life environmental temperature conditions: it is higher in thermophilic plants of *E. densa*. The difference in thermoresistance is revealed by cessation of spherosome and chloroplast movement, and by supression of cell capacity for plasmolysis after short heating. The *Elodea* plant cells do not alter the thermoresistance of spherosome movement and cell capacity for plasmolysis when the cultivation temperature is changed within the tolerance zone, but the thermoresistance of spherosome movement increases after heating at superoptimal temperature. Contrary to the majority of terrestrial flowering plants, the *Elodea* plant cells possess very low capacity to repair after heat damage.

УДК 581.55 : 582.623.2 (571.651)

Н. А. Секретарева

СООБЩЕСТВА КУСТАРНИКОВЫХ ИВ НА ВОСТОКЕ ЧУКОТСКОГО ПОЛУОСТРОВА

.A. SECRETAREVA. WILLOW SHRUB COMMUNITIES IN THE EAST OF CHUKOTKA PENINSULA

Широкое распространение ивняков (местами — господство в ландшафте) на востоке Чукотского п-ова приурочено к горным котловинам, защищенным от ветров с моря, с глубоким рыхлым снегом («острова» южных гипоарктических тундр). Основные местоположения ивняков — поймы рек, склоны невысоких гор, ложбины стока; они обычно чередуются с эвтрофными луговинными тундрами, луговинами и лугами, эвтрофными болотами; в менее благоприятных условиях ивняки образуют мозаичные сообщества с чередованием куртин ив и малоярусных микрогруппировок (тундро-ивняки, луго-ивняки, болото-ивняки). На карбонатных породах господствует *Salix lanata* ssp. *richardsonii*, на кислых — *S. pulchra*. Приводятся схемы и излагаются принципы классификации гомогенных и мозаичных сообществ кустарниковых ив.

Особенностью растительного покрова некоторых восточных районов Чукотского п-ова является необычайно широкое распространение кустарниковых сообществ ив не только в долинах, но и на склонах сопок.

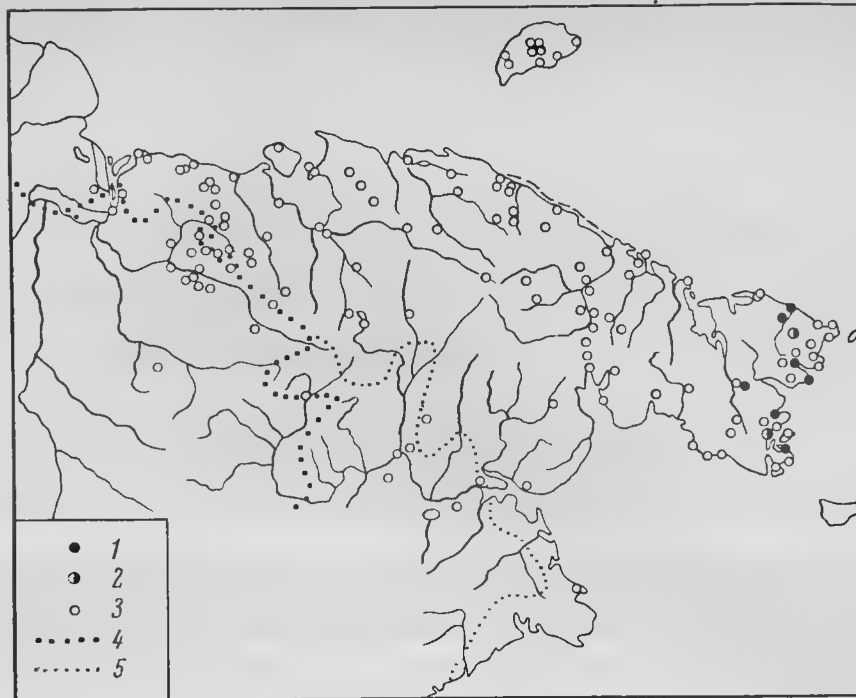
В программу одного из отрядов Полярной экспедиции Ботанического института АН СССР, исследующих с 1964 г. флору и растительность Чукотской тундры (Юрцев, 1973; Юрцев и др., 1973, 1975), входило изучение ивняков востока Чукотского п-ова.

Литературные данные по типологии ивняков тундровой зоны относятся к более западным районам Евразии (Андреев, 1935, 1954; Городков, 1935; Сочава, Городков, 1956; Николаева, 1941; Лесков, 1947; Александрова, 1971, 1977; Ребристая, 1977, и др.). Некоторые данные об ивняках Чукотки можно встретить в отдельных геоботанических и ботанико-географических работах (Васильев, 1956; Дервиз-Соколова, 1966; Юрцев, 1966, 1973, 1974; Юрцев и др., 1972; Реутт, 1970; Кожевников, 1973; Катенин, 1974; Галанин, 1977).

При изучении сообществ кустарниковых ив востока Чукотского п-ова перед нами стояли следующие задачи: 1) выяснить приуроченность ивняков к определенным элементам рельефа; проанализировать с качественной стороны экологический режим на основных местоположениях ивняков, а также климатические особенности районов массового распространения последних; 2) выявить отношение тех или иных видов ив к различным горным породам, в первую очередь к карбонатным и кислым; 3) описать разнообразие сообществ кустарниковых ив района исследований; 4) провести классификацию этих сообществ с учетом их вертикальной и горизонтальной структур; 5) выявить региональные особенности ивняков района исследований.

В этой статье мы ограничимся изложением только части результатов проделанной работы по пунктам 1, 2 и 4; обзору самих сообществ и слагающих их групп растений, а также выявлению их региональных особенностей будет посвящена отдельная статья.

Расположение пунктов наших исследований (1971—1972 гг.) показано на прилагаемой картосхеме (см. рисунок, а также Юрцев и др., 1973,



Пункты сбора материалов.

1 — 1971—1972 гг.; *2* — пункты, где описания ивняков сделаны другими участниками Полярной экспедиции (1970 г.); *3* — прочие пункты детальных ботанико-географических исследований на Чукотке (1964—1977 гг.); *4* — граница распространения лиственничных редколесий; *5* — граница подзоны крупных стлаников.

1975). Всего обработано 94 геоботанических описания, из которых 77 сделано автором статьи.

Краткую характеристику растительности и флоры районов исследований можно найти в работах Б. А. Юрцева (1973, 1974) и Юрцева с соавторами (1972, 1973, 1975), общую характеристику природных условий — в книге «Север Дальнего Востока» (1970).

По зональным условиям участки, где собирался материал, относятся к основному варианту подзоны северных гипоарктических тундр с «островами» южных гипоарктических тундр (бассейны рек Утавеем, Чегитунь, Гетлянен, северо-западная часть зал. Лаврентия); во флористическом отношении они принадлежат Крайневосточному округу Берингийско-Чукотской подпровинции Чукотской провинции Арктической флористической области (Юрцев, 1973, 1974). Среди геоботанических особенностей территории Крайневосточного округа следует отметить значительную роль или даже доминирование в горных ландшафтах (долины, нижние части склонов) луговых сообществ и тундровых луговин; в травостое последних высотой 20—40 см скрывается ярус стелющихся арктоальпийских ив; сообщества кустарниковых ив обычно встречаются в комплексе с этими группировками. Усиление луговых элементов, по-видимому, объясняется мягким морским климатом территории.

Из других природных особенностей районов исследований необходимо отметить широкое распространение палеозойских и позднепротерозойских карбонатных пород, как правило, чередующихся с выходами кислых осадочных и магматических пород, и наличие в отдельных районах горячих термальных источников, создающих специфический микроклимат в горных долинах.

Распространение ивняков на крайнем востоке Чукотского п-ова

Для Чукотского п-ова характерен гористый рельеф. На крайнем востоке полуострова, как уже говорилось выше, имеются «острова» растительности южнотундрового типа в глубоких межгорных понижениях, включенные в общий контур подзоны северных гипоарктических тундр. В пределах этих «островов» и «островков» кустарниковые сообщества ив местами доминируют в ландшафте. Широкому развитию ивняков здесь благоприятствует оптимальное сочетание хорошего снегового укрытия от зимних ветров с защищенностью горами от прямых летних ветров с моря. Ивняки располагаются главным образом на днищах глубоких долин, в поймах рек, где снежный покров наиболее глубок, и на южных склонах за исключением их верхней части. В таких местах за счет дополнительного нагрева и защиты от холодных ветров в летнее время увеличивается сумма положительных температур; почвы характеризуются оптимальным гидротермическим режимом и более высоким плодородием (здесь создаются гемигидроморфные условия: сочетание подтока обогащенных основаниями почвенных растворов с хорошим дренажем, прогревом и аэрацией). Кроме того, в таких местах обычно не образуется крепкого наста, снег лежит более рыхло, чем на открытых, продуваемых пространствах. Рыхлый, глубокий снег хорошо защищает кустарники в зимнее время и достаточно быстро сходит весной. Таким образом, сообщества кустарниковых ив в тундровой зоне могут служить индикаторами наиболее благоприятных микроклиматических и почвенных условий.

Примером крупных «островов» растительности южнотундрового типа может служить бассейн р. Чегитунь. Вблизи ее устья в нижнем течении р. Иккичуврывеем межгорная котловина с доминированием сообществ ив удалена от берега Чукотского моря всего на 3 км. Еще более мощные массивы ивняков обнаружены нами в долине р. Путукунейвеем (бассейн среднего течения р. Чегитунь) и на юго-востоке полуострова, в долине р. Гетлянен. Долина этой реки является едва ли не самым теплым районом полуострова. Здесь широко распространены не только ивняки высотой 2.5—4 м, но также и более редкие на востоке Чукотского п-ова заросли *Alnus fruticosa*. Не менее высокие и протяженные заросли ивняков и ольховника имеются в бухте Пенкигней, особенно вдоль северного и юго-западного ее побережий (Юрцев и др., 1978).

Характерные местоположения изученных ивняков можно разделить на три группы.

1) Низкие и высокие поймы. Пойменные ивняки сложены преимущественно *Salix alaxensis*, к которой в районах карбонатных выходов в значительном количестве присоединяется *S. lanata* ssp. *richardsonii*, а в поймах рек, дренирующих выходы кислых горных пород, — *S. pulchra*. Местами над основным 1.5—2-метровым ярусом *S. lanata* возвышаются отдельные деревца или крупные кусты *S. alaxensis* высотою 3.5—4 м. По сообщению местных геологов, а также ботаника С. А. Баландина, посетившего низовья р. Гетлянен в конце мая 1977 г., зимой основной ярус ив заносится снегом, верхушки же 3—4-метровых стволиков *S. alaxensis* возвышаются над снеговым покровом на 1—2 м. Сохранение их крон можно объяснить только не очень сильными пургами, обычными в данных межгорных котловинах, и отчасти устойчивостью *S. alaxensis* против снеговой корразии.

2) Хорошо заснеженные, чаще всего южные склоны сопок, куда снег наметается господствующими зимой северными и северо-восточными ветрами, но где он долго не залеживается. Здесь на склонах ивняки чередуются с лугами, тундровыми луговинами и луговинными тундрами. На карбонатных породах доминирует *S. lanata*, на кислых — *S. pulchra*, в районах чередования различных горных пород на делювии смешанного состава формируются сообщества с содоминированием обоих видов. Для горных склонов на востоке полуострова (в их нижней трети

или половине) характерен рельеф крупных нивальных террас; ивняки обычно приурочены к прибровочной части поверхности каждой террасы и к верхней части ее склона, сменяясь в нижней части склона лугами или тундровыми луговинами, а у подножья склона — нивальными тундрами. Средняя часть поверхности широких террас нередко покрыта сырыми луговинными тундрами или тундровыми болотами, более узких террас — тундровыми луговинами. Однако в долинах с оптимальным для кустарников мезоклиматом ивняки почти сплошь одевают поверхность склонов, просветы же в кустарниковом ярусе заняты лугами, луговинами или луговинными тундрами. Выше по склонам ярус ив обычно становится более разреженным; здесь преобладают низкие тундровые мозаичные сообщества с участием куртин кустарниковых ив; еще выше их постепенно сменяют различные ассоциации горных тундр.

На западном, защищенном со стороны моря склоне долины р. Гетлянен в ее нижнем течении средняя, более крутая его часть занята зарослями ольховника, сменяемыми ивняками у подножья склона на его шлейфе и в ложбинах стока. Сходные отношения между ольховниками и ивняками, по данным Б. А. Юрцева, наблюдаются и в юго-западной части бухты Пенкигней (Юрцев и др., 1978).

3) Переувлажненные ложбины стока. В подзоне северных гипоарктических тундр часто встречаются осоково-пушицевые болота с ярусом *Salix pulchra*. В районе же наших исследований сходные местоположения чаще были заняты *S. lanata*, что, по-видимому, объясняется доминированием здесь карбонатных и других обогащенных кальцием горных пород.

На днищах межгорных котловин позиции кустарниковых ив местами настолько сильны, что они селятся практически на всех элементах рельефа, образуя сплошной покров.

Принципы классификации сообществ кустарниковых ив Чукотского п-ова

До сих пор не существует единого мнения у исследователей в трактовке основных единиц классификации растительности тундровой зоны; это во многом объясняется объективными трудностями типологии полидоминантных и мозаичных, хотя и малоярусных, тундровых сообществ, поэтому приводимую ниже классификацию сообществ кустарниковых ив следует рассматривать лишь как рабочий проект, выдвигаемый для обсуждения.

Придерживаясь эколого-физиономического подхода к классификации, мы согласны с теми авторами, которые выделяют сообщества с более или менее непрерывным ярусом тундровых кустарников в особый тип растительности, отличный от малоярусных тундровых фитоценозов (Городков, 1935; Андреев, 1935; Катенин, 1972; Александрова, 1977, и др.). Сообщества же с мозаичным чередованием куртин тундровых кустарников и участков молоярусной растительности (луговой, луговинно-тундровой или болотной) мы считаем необходимым классифицировать отдельно от гомогенных кустарниковых сообществ.

1. Классификация гомогенных кустарниковых сообществ

Кустарниковый тип растительности, выделяемый некоторыми авторами (Городков, 1935; Андреев, 1935; Катенин, 1972, и др.), целесообразно разделить, исходя из соображений ботанико-географической конкретности, на несколько самостоятельных типов, отличающихся в первую очередь своим ареалом, а следовательно, и типом климатических условий, в которых существуют кустарниковые сообщества. Все гомогенные кустарниковые сообщества Чукотского полуострова можно отнести к типу растительности «гипоарктосубальпийских кустарников», поскольку сходные по составу и структуре сообщества встречаются не только в полосе лесотундры и в разных подзонах гипоарктических тундр, но и в подгольцовом и нижних частях гольцового пояса гор в странах с умеренным климатом. Выделение кустарниковых сообществ субгекистотермных (умеренно холодных) зон и поясов в особый тип растительности оправдано своеобразием вертикальной и горизонтальной структур этих сообществ, четко отличающихся как от сообществ лесов и редколесий, так и от малоярусных тундровых сообществ. Это своеобразие связано с отсутствием яруса деревьев и с наличием сомкнутого яруса гипоарктических кустарников, образующих господствующую эдификаторную синузию. Гипоарктические гемипростратные кустарники выделяются в особый класс экобиоморф (Полозова, 1966).

Господствующий ярус в сообществах, относящихся к данному типу растительности, образуют среднерослые (обычно 1—2 м, с амплитудой от 0.4—0.5 до 3—5 м) кустарники, для которых характерны полегание стволиков в основании и их укоренение. В отличие от типичных тундровых сообществ тундровые кустарники, и в частности ивняки, характеризуются большей (на 1—2 порядка) вертикальной мощностью и обнаруживают более сложное ярусное расчленение. Помимо господствующего кустарникового яруса, в них можно различить также травяно-кустарничковый ярус, нередко состоящий из двух или трех подъярусов (в нижнем обычно господствуют простратные кустарнички — виды *Salix*, *Dryas*, *Arctous erythrocarpa*), и моховой ярус, пространственно нерезко обособленный от подъяруса простратных кустарничков.

Влияние эдификаторных видов ив, образующих густые, более или менее чистые заросли, на нижние ярусы проявляется в затенении, изменении температуры, влажности и состава воздуха, ежегодном сбрасывании листьев, накоплении снега в кустах, в корневой конкуренции растений, а также в различных формах воздействия корней кустарников на почвенные условия.

Как показано в предыдущем разделе, кустарники в тундровой зоне являются индикаторами более благоприятных микроклиматических и почвенных условий, в частности лучшего прогрева достаточно мощного (1—2 м) приземного слоя воздуха, а ивняки могут служить и показателями более глубокого сезонного протаивания мерзлоты.

Кустарниковые сообщества по характеру минерального питания могут быть олиготрофными, мезотрофными или эвтрофными. Эти важные подразделения кустарниковых сообществ мы предлагаем рассматривать на уровне классов формаций. В Чукотской тундре они, как правило, отличаются родовой принадлежностью эдификаторов. Кустарниковые сообщества, образованные ивами, в районе исследований принадлежат классу формаций эвтрофных кустарников, сообщества ольховника на кислых горных породах — классу формаций мезотрофных кустарников, сообщества *Betula exilis* — классу формаций олиготрофных кустарников. Таким образом, при выделении класса формаций уточняются экобиоморфа эдификатора, его отношение к почвенному богатству. Можно предположить, что различные классы кустарниковых формаций отличаются соответственно по типу и интенсивности биологического круговорота (в олиготрофных он замедлен — Юрцев, 1966).

Класс формаций эвтрофных кустарников (ивняков) подразделяется нами на группы: луговых, заболоченных и луговинно-тундровых. Это деление основано на учете состава экобиоморф (биоморф и «экоморф») подчиненных ярусов; одновременно уточняется гидротермический режим местообитаний. Известно, что на Чукотском п-ове вечная мерзлота проникает глубже, чем в других районах Чукотки (Север Дальнего Востока, 1970), а в поймах крупных рек местами совсем отсутствует. Ивняки обычно приурочены к местоположениям с глубоким сезонным протаиванием мерзлоты. При этом заболоченные ивняки произрастают на постоянно переувлажненных, более холодных субстратах; луговые ивняки занимают наиболее дренированные, хорошо прогреваемые участки с мак-

симальной мощностью активного почвенного слоя. Тундровые ивняки по гидротермическому режиму почв занимают промежуточное положение.

Луговые ивняки включают формацию травяных и травяно-моховых ивняков. Заболоченные ивняки также объединяют две формации: травяно-моховых и травяно-кустарничково-моховых ивняков. Луговинно-тундровые ивняки представлены формацией травяно-кустарничково-моховых ивняков. В качестве нижнего порогового значения проективного покрытия, при достижении которого данная биоморфа, доминирующая в одном из подчиненных ярусов или подъярусов, включается в название формации, мы приняли покрытие 15—20%. Таким образом, мы выделяем формации по сочетанию жизненных форм всех ярусов сообщества, а следовательно, и по ярусному сложению сообщества. Такое понимание формации согласуется с определением, принятым на Брюссельском ботаническом конгрессе в 1910 г. (Александрова, 1969). Наш отказ от видового состава эдификаторной синузии как от критерия выделения формации объясняется полидоминантностью значительной части сообществ. Кроме того, нередко в весьма сходных по совокупности признаков сообществах доминируют разные виды.

В пределах каждой формации ивняков между многими сообществами существуют значительные экологические и флористические различия, связанные в первую очередь с разным содержанием кальция в субстрате, а также с наличием или отсутствием поёмного режима, поэтому внутри каждой формации выделяются классы ассоциаций: кальцефитных пойменных и внепойменных, некальцефитных пойменных и внепойменных, гемикальцефитных пойменных и внепойменных ивняков.

Разделение каждой формации на подчиненные единицы (классы, группы ассоциаций и т. д.) проводится по эколого-флористическим признакам: соотношению представителей разных эколого-географических групп, составу доминантов, в том числе доминантов кустарникового яруса, и т. д. Деление на кальцефитные и некальцефитные ивняки, как правило, отражает, хотя и не всегда, состав кустарникового яруса. Общая тенденция состоит в том, что почти всегда на карбонатных породах доминирует *Salix lanata*, вид определенно кальцефильный, на кислых же породах — *S. pulchra*. Нами были встречены также и отдельные гемикальцефитные (переходные) сообщества, где *S. lanata* и *S. pulchra* являются содоминантами. Такие ивняки произрастают обычно на субстратах смешанного или среднего состава. В каждом классе ассоциаций можно выделить две группы ассоциаций: среднекустарниковых и низкокустарниковых ивняков. Столь высокая оценка различий в высоте кустарникового яруса объясняется тем, что они свидетельствуют о значительных различиях в мезоклиматических условиях между соседними горными долинами и котловинами, различно экспонированными склонами, разными высотными уровнями гор и т. д. С разницей в высоте кустарникового яруса четко коррелируют различия его в размерах и сомкнутости.

Из табл. 1 и 2 видна четкая положительная корреляция между высотой кустарника и его проективным покрытием. Взаимосвязь вертикального и горизонтального разрастаний кустарника определяется климатическими условиями: в худших условиях ивы имеют меньшую высоту и одновременно меньшие горизонтальные размеры куртин. К среднекустарниковым ивнякам мы отнесли сообщества, в которых высота кустарников не ниже 0.8 м (при проективном покрытии кустарникового яруса не ниже 60%). Для районов наших исследований наиболее типичны среднекустарниковые ивняки высотой 1—2.5 м. Широкое распространение таких сообществ может служить индикатором южных гипоарктических тундр, изолированные участки которых на востоке полуострова приурочены к межгорным котловинам и долинам крупных рек. В составляющих фон северных гипоарктических тундрах среднекустарниковые ивняки приурочены лишь к локальным экотопам с особо благоприятными условиями, как например к некоторым участкам долины р. Гильмимливеем, где особый микроклимат создается благодаря соседству горячих ключей. Низкокустарниковые

ивняки, имеющие высоту 0.5—0.8 м, при значительном проективном покрытии встречаются главным образом в более суровых условиях, типичных для северных гипоарктических тундр. Низкокустарниковые ивняки часто встречаются на заболоченных участках, что также объясняет худшее состояние кустарникового яруса.

ТАБЛИЦА 1

Соотношение проективного покрытия и высоты верхнего яруса в сообществах кустарниковых ив

Высота верхнего яруса, м	Число описаний с данной высотой кустарников при покрытии, %					Общее число описаний с данной высотой кустарников
	10—20	20—40	40—60	60—80	80—100	
0.2—0.4	2	2	5	3	—	12
0.4—0.6	2	—	4	3	1	10
0.6—0.8	—	6	7	—	1	14
0.8—1.0	—	—	—	3	3	6
1.0—1.2	—	—	2	2	1	5
1.2—1.4	1	1	2	4	3	11
1.4—1.6	—	1	—	1	2	4
1.6—1.8	—	—	1	7	7	15
1.8—2.0	—	—	—	2	3	5
2.0—2.2	—	—	—	—	2	2
2.2—2.4	—	—	—	1	1	2
2.4—2.6	—	—	—	1	1	2
2.6—2.8	—	—	—	1	3	4
2.8—3.0	—	—	—	—	1	1
3.0—3.2	—	—	—	—	1	1
Общее число описаний с данным покрытием	5	10	21	28	30	94

ТАБЛИЦА 2

Зависимость между высотой и проективным покрытием кустарникового яруса

Классы высоты кустарникового яруса, м	Число описаний в разных классах высоты при проективном покрытии, %		Общее число описаний в классе высоты
	10—60	60—100	
0.2—0.8	28/14 (+14/+100)	8/22 (—14/—64)	36
0.8—1.6	7/10 (—1/—10)	19/16 (+3/+19)	26
1.6—3.4	1/11 (—10/—91)	31/20 (+11/+55)	32
Всего	36	58	94

Примечание. В числителе — наблюдаемое число случаев для данного сочетания классов высоты и покрытия кустарникового яруса, в знаменателе — ожидаемое число случаев при отсутствии корреляции между обоими признаками (находится как частное от деления произведения общего числа описаний в данном классе высоты и общего числа описаний в данном классе покрытия на общее число описаний, равное 94); в скобках — разность между наблюдаемыми и ожидаемыми числами (в числителе — абсолютная, в знаменателе — в процентах от ожидаемого числа описаний).

Ассоциации мы выделяем по доминантам кустарникового и кустарничкового ярусов и по набору и соотношению различных биологических групп (злаков, осоковидных, разнотравья) в травянистом ярусе, который чаще всего бывает полидоминантным. Виды и группы, по которым проводится разделение на ассоциации, отличаются экологией и характером роста. Так, злаки, как правило, доминируют в наиболее дренированных местообитаниях. В группе кустарничков ивки обычно приурочены к достаточно увлажненным местам, а виды дриад массово произрастают на карбонатных субстратах или же почвах грубого механического состава.

Мы отказались от выделения более дробных подразделений ивняков по сочетанию доминант всех ярусов (социации; дробные ассоциации в понимании некоторых отечественных геоботаников), так как при общем большом разнообразии сообществ на уровне вышестоящих единиц нам не удалось собрать достаточного материала по дробным подразделениям.

2. Классификация мозаичных сообществ

Мозаичные сообщества с участием кустарниковых ив рассматриваются нами как переходные образования между гипоаркто-субальпийским кустарниковым и другими типами растительности на правах их самостоятельных типов, а не как одно из подразделений тундрового типа растительности (Андреев, 1954). В этих мозаичных сообществах по существу чередуются микрогруппировки, представляющие собой фрагменты различных типов растительности: гипоарктических кустарников, лугов, болот, малоярусных тундр. В мозаичных сообществах кустарниковые и некустарниковые малоярусные микрогруппировки связаны разнообразными взаимодействиями. Кустарниковый ярус не только затеняет низкорослую растительность прогалин, но и воздействует на нее через корневую конкуренцию, опад, изменение снегового и ветрового режимов и т. д.

В рамках этой статьи мы не можем обсуждать вопрос об объеме лугового, болотного и тундрового (малоярусного) типов растительности; каждый из них иногда разделяют на несколько самостоятельных типов. Наш подход к классификации мозаичных сообществ сходен в значительной степени с подходом к классификации собственно ивняков. В принципе при такой классификации следует учитывать признаки всех компонентов мозаичных сообществ (в нашем случае, как правило, двучленных). Поскольку, однако, ивняковые куртины в мозаичных сообществах имеют характер густых невысоких зарослей, в которых подчиненные ярусы более или менее угнетены, мы пошли на упрощение, учитывая при классификации состав и строение нижних ярусов по тому, как они выражены в малоярусных микрогруппировках прогалин (эти ярусы обычно представлены и под пологом кустарника, но более фрагментарно). В признаках некустарниковых микрогруппировок, по-видимому, более чутко отражаются условия местообитаний, так как в куртинах кустарника из-за «давления» эдификатора экотопические различия слабее сказываются на подчиненных синузиях. На разных уровнях учитывались также состав и высота кустарникового яруса.

На уровне типов растительности нами выделены следующие основные варианты мозаичных сообществ с кустарниковыми микрогруппировками: гипоаркто-субальпийские луго-кустарники, гипоаркто-субальпийские болото-кустарники и гипоаркто-субальпийские тундро-кустарники. В пределах каждого из трех названных типов выделяется только одна группа формаций, объединяющая мозаичные сообщества с микрогруппировками эвтрофных кустарников (ивняков); тем самым уточняются «трофность» и гидротермический режим сообществ в целом. Выделены следующие группы формаций: луго-ивняки, болото-ивняки (сюда же мы относим и заболоченные тундры) и тундро-ивняки.

Формации выделяются по ярусной структуре малоярусных микрогруппировок, которой в общем соответствует и набор подчиненных ярусов кустарниковых микрогруппировок. В качестве формаций мы различаем травяные и травяно-моховые луго-ивняки; травяно-моховые и травяно-кустарничково-моховые болото-ивняки и травяно-кустарничково-моховые луговинные тундро-ивняки. Более дробные единицы в пределах формации, как и в случае гомогенных ивняков, выделяются по эколого-флористическим признакам. Каждая из перечисленных выше формаций делится на следующие классы ассоциаций: кальцефитные пойменные и внепойменные, некальцефитные пойменные и внепойменные, гемикальцефитные внепойменные мозаичные сообщества. Разделение это отображает

общее богатство почв (в первую очередь — содержание в них кальция) и обосновывается наличием или отсутствием кальцефильных видов в составе кустарникового и травяно-кустарничкового ярусов. Впрочем, многие растения нижних ярусов ивняков обычны как на карбонатных, так и на кислых почвах: сказывается эвтрофный режим сообществ, формирующихся при дополнительном подтоке почвенных растворов или регулярном отложении аллювия. Аналогично собственно ивнякам *Salix lanata* ssp. *richardsonii* доминирует в кустарниковых микрогруппировках на карбонатных породах, *S. pulchra* — на кислых. На рыхлых отложениях смешанного состава (пос. Лаврентия, нижнее течение р. Гетлянен) названные два вида нередко содоминируют, образуя гемикальцефитные мозаичные сообщества. Пойменные сообщества, как правило, также имеют специфичные элементы в составе травяного и мохового ярусов.

По высоте кустарникового яруса, отражающей макро- и мезоклиматические условия, мы выделяем группы ассоциаций; с высотой кустов, как было сказано выше, коррелятивно связаны и горизонтальные размеры куртин, а также общая сомкнутость. Сообщества с ярусом кустарниковых ив нами отнесены к категории мозаичных в тех случаях, когда покрытие кустарников в них ниже 60%. Подобные сообщества наиболее характерны для районов Чукотского п-ова с макро- или мезоклиматом северных гипоарктических тундр; высота яруса ив в среднем составляет 40—60 см (низкокустарниковые мозаичные сообщества). Среднекустарниковые мозаичные сообщества с высотой кустарников 0.6—1.5 м и более встречаются значительно реже; кустарниковый ярус в них нередко образован *Salix alaxensis*, которой свойственна тенденция в благоприятных условиях принимать древовидную форму роста.

Ассоциации мозаичных сообществ мы выделяем по видовому составу доминантов верхнего яруса кустарниковых микрогруппировок и кустарничкового яруса малоярусных микрогруппировок, а также по соотношению в травяном ярусе различных биологических групп трав, отличающихся в целом экологией и характером роста.

Соподчинение основных классификационных подразделений сообществ кустарниковых ив, выявленных на востоке Чукотского п-ова, показано в табл. 3 и 4.

Заключение

Характеризуя в целом предлагаемый проект классификации гомогенных и мозаичных сообществ кустарниковых ив, подчеркнем следующие его особенности:

1) большое число ступеней подчинения (8) в нашей классификационной схеме; между основными единицами — типом растительности, формацией и ассоциацией — включаются по две промежуточные ступени: классы и группы (формаций, ассоциаций);

2) наиболее высоко оцениваются структурно-экологические различия между сообществами, отражаемые набором экобиоморф эдификаторного, а затем и подчиненных ярусов; с ними, однако, достаточно хорошо коррелируют флористико-таксономические отличия (так, классы формаций, как правило, отличаются родовой, классы ассоциаций — видовой принадлежностью эдификатора). Собственно флористические отличия (также экологически обоснованные) используются при выделении внутриформационных единиц;

3) принята следующая система оценки таксономической значимости признаков: биоморфа господствующей синузии → биоморфы подчиненных синузий; географический, а тем самым и климатический тип экобиоморфы → трофность → отношение к гидротермическому режиму почвы;

4) полидоминантность многих сообществ тундровой зоны заставила нас отказаться от выделения формаций по виду эдификатора и ассоциаций — по полному сочетанию доминантов подчиненных ярусов.

ТАБЛИЦА 3

Классификация гомогенных кустарниковых сообществ ив (проективное покрытие >60 %)

Тип растительности	Класс формаций	Группа формаций	Формация	Класс ассоциаций	Группа ассоциаций	Ассоциации
Гипоаркто-субальпийские кустарниковые сообщества	Эвтрофные кустарниковые сообщества (эвтрофные ивняки)	Луговые ивняки	Травяные	Некальцефитные пойменные	Среднекустарниковые	Разнотравные (Salix pulchra)
					Низкокустарниковые	Злаково-разнотравные (Salix pulchra)
				Кальцефитные пойменные	Среднекустарниковые	Злаково-хвощево-разнотравные (Salix alaxensis)
			Травяно-моховые	Гемикальцефитные внепойменные	Среднекустарниковые	Разнотравные моховые (Salix pulchra+Salix lanata)
				Некальцефитные внепойменные		Хвощево-разнотравные моховые (Salix pulchra)
					Низкокустарниковые	Дерновиннозлаково-разнотравные моховые (Salix pulchra)
				Некальцефитные пойменные	Среднекустарниковые	Хвощево-разнотравные моховые (Salix pulchra)
				Кальцефитные внепойменные		Хвощево-разнотравные моховые (Salix lanata)
		Заболоченные ивняки	Травяно-моховые	Гемикальцефитные пойменные	Низкокустарниковые	Разнотравные моховые (Salix lanata+Salix pulchra)
				Кальцефитные внепойменные		Злаково-осоково-разнотравные моховые (Salix lanata)

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Тип растительности	Класс формаций	Группа формаций	Формация	Класс ассоциаций	Группа ассоциаций	Ассоциации
Гипоаркто-субальпийские кустарниковые сообщества	Эвтрофные кустарниковые сообщества (эвтрофные ивняки)	Заболоченные ивняки	Травяно-кустарничково-моховые	Кальцефитные внепойменные	Среднекустарниковые	Разнотравно-осоковые ивнячковые моховые (Salix lanata)
					Низкокустарниковые	Хвощево-разнотравные дриадово-ивнячковые моховые (Salix lanata)
		Луговинно-тундровые ивняки	Травяно-кустарничково-моховые	Кальцефитные внепойменные	Среднекустарниковые	Разнотравно-хвощевые ивнячковые моховые (Salix lanata)
				Кальцефитные пойменные	Низкокустарниковые	Разнотравные арктоусовые моховые (Salix alaxensis)
					Среднекустарниковые	Разнотравные ивнячково-арктоусовые моховые (Salix lanata)
				Некальцефитные внепойменные		Разнотравные кустарничково-голубичные моховые (Salix pulchra)
				Некальцефитные пойменные		Злаково-разнотравные ивнячковые моховые (Salix pulchra)

ТАБЛИЦА 4

Классификация мозаичных сообществ с кустарниковыми ивами

Тип растительности	Группа формаций	Формация	Класс ассоциаций	Группа ассоциаций	Ассоциации
Гипоаркто-субальпийские луго-кустарники	Луго-ивняки	Травяные	Некальцефитные пойменные	Низкокустарниковые	Злаково-разнотравные (Salix pulchra)
		Травяно-моховые			Разнотравные моховые (Salix pulchra)
Гипоаркто-субальпийские болото-кустарники	Болото-ивняки	Травяно-моховые	Гемикальцефитные внепойменные	Низкокустарниковые	Редкотравно-осоковые моховые (Salix lanata+Salix pulchra)
			Кальцефитные внепойменные	Низкокустарниковые	Разнотравно-осоковые моховые (Salix lanata)
		Травяно-кустарничково-моховые	Кальцефитные внепойменные	Низкокустарниковые	Разнотравно-хвощевые ивнячковые моховые (Salix lanata)
Гипоаркто-субальпийские тундро-кустарники	Тундро-ивняки	Травяно-кустарничково-моховые	Некальцефитные внепойменные	Низкокустарниковые	Разнотравно-хвощевые голубичные моховые (Salix pulchra)
			Кальцефитные внепойменные	Низкокустарниковые	Разнотравно-хвощевые ивнячковые моховые (Salix lanata)
				Среднекустарниковые	Разнотравно-хвощевые ивнячково-дриадовые моховые (Salix alaxensis)
			Кальцефитные пойменные	Низкокустарниковые	Разнотравно-хвощевые ивнячковые моховые (Salix lanata)
				Среднекустарниковые	Злаково-разнотравные ивнячковые моховые (Salix lanata)

Известная громоздкость предлагаемой классификации (обилие ступеней) и определенный субъективизм в оценке таксономической значимости признаков могли бы быть уменьшены путем снижения числа ступеней иерархии за счет выделения каждой единицы по большему числу признаков (например, типов растительности — по географическому типу распространения плюс трофность растений господствующей биоморфы и т. д.). Быть может, слишком высокой является и оценка различий средне- и низкокустарниковых ивняков на уровне группы ассоциаций. Необходимые коррективы могут быть внесены после апробации данного проекта на более широком круге объектов.

Работа выполнена под руководством Б. А. Юрцева. Автор выражает ему большую признательность, а также благодарит других участников полевых работ, оказавших помощь в сборе материала.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. 1969. Классификация растительности. — 1971. Принципы зонального деления Арктики. Бот. ж., 56, 1. — 1977. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики.

Андреев В. Н. 1935. Растительность и природные районы восточной части Большеземельской тундры. Тр. Полярной ком., 22. — 1954. Растительный покров восточноевропейской тундры и мероприятия по его использованию и преобразованию. Автореф. докт. дис.

Арктическая флора СССР. 1960—1975. 1—7.

Васильев В. Н. 1956. Растительность Анадырского края.

Галанин А. В. 1977. Анализ распределения растений по типам местообитаний. Бот. ж., 62, 8.

Городков Б. Н. 1935. Растительность тундровой зоны СССР.

Дервиз-Соколова Т. Г. 1966. Флора крайнего востока Чукотского полуострова. В кн.: Растения севера Сибири и Дальнего Востока. М.—Л.

Катенин А. Е. 1972. Принципы классификации растительных сообществ лесотундрового стационара. В кн.: Почвы и растительность восточноевропейской лесотундры. Л. — 1974. Геоботанические исследования на Чукотке. I. Растительность среднего течения р. Амгуэмы. Бот. ж., 59, 11.

Кожевников Ю. П. 1973. Ботанико-географические наблюдения на западе Чукотского полуострова в 1971—1972 гг. Бот. ж., 58, 7.

Лесков А. И. 1947. Арктическая тундровая область. Европейско-Сибирская кустарниковая (лесотундровая) область. Берингийская кустарниковая (лесотундровая) область. В кн.: Геоботаническое районирование СССР. М.—Л.

Николаева М. Г. 1941. Кустарниковый тип растительности южной части Большого и Малого Ямала. Бот. ж., 26, 1.

Полозова Т. Г. 1966. К биологии и экологии карликовой березки (*Betula nana* L.) в восточноевропейской лесотундре. В кн.: Приспособление растений Арктики к условиям среды. М.—Л.

Ребристая О. В. 1977. Флора востока Большеземельской тундры.

Реутт А. Т. 1970. Растительность. В кн.: Север Дальнего Востока. М.

Самбук Ф. В., А. А. Дедов. 1934. Подзоны Припечерских тундр. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 1.

Север Дальнего Востока. 1970.

Сочава В. Б., Б. Н. Городков. 1956. Арктические пустыни и тундры. В кн.: Растительный покров СССР, 1. М.—Л.

Юрцев Б. А. 1966. Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры. — 1973. Ботанико-географическая зональность и флористическое районирование Чукотской тундры. Бот. ж., 58, 7. — 1974. Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии.

Юрцев Б. А., С. А. Баландин, А. А. Коробков, В. Ю. Разживин, А. К. Сытин. 1978. Флористические находки на Центральной, Восточной и Южной Чукотке (1974 и 1976 гг.). Бот. ж., 63, 5.

Юрцев Б. А., П. Г. Жукова, Т. В. Плиева, В. Ю. Разживин, Н. А. Секретарева. 1975. Интересные флористические находки на востоке Чукотского полуострова. III. Бот. ж., 60, 2.

Юрцев Б. А., Ю. П. Кожевников, А. А. Нечаев. 1972. Интересные флористические находки на востоке Чукотского полуострова. Бот. ж., 57, 7.

Юрцев Б. А., А. К. Сытин, Н. А. Секретарева. 1973. Интересные флористические находки на востоке Чукотского полуострова. II. Бот. ж., 58, 12.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 6 VII 1978.

SUMMARY

The extensive distribution (up to the dominance in the landscape) of willow shrub thickets in the easternmost Chukotka peninsula, marking the islets of Southern hypoarctic tundras, is confined to intermountain depressions, well protected from maritime winds, with deap light snow. The basic habitats of willow thickets are: flood-plains, slopes of low mountains and swales; the shrub communities usually border and alternate with eutrophic meadow tundras, mesic meadows and eutrophic mires. Under less favourable conditions, they form mosaic communities with an alternation of willow shrubs and shrubless micro-coenoses (tundra-shrub, meadow-shrub and mire-shrub communities). On carbonate rocks, willow thickets are formed by *Salix lanata* ssp. *richardsonii*; and on acid rocks — by *S. pulchra*. The schemes of classification are presented for homogenous and mosaic communities of shrub willows (see plates 3 and 4), and the principles of classification of the communities are discussed.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 581.58 : 002

В. Н. Воробьев

МЕТОД РЕТРОСПЕКТИВНОГО ИЗУЧЕНИЯ ДИНАМИКИ СЕМЕНОШЕНИЯ *PINUS SIBIRICA* DU TOUR (*PINACEAE*)

V. N. VOROBYOV. A METHOD OF RETROSPECTIVE STUDY OF SEMINIFERENCE DYNAMICS IN *PINUS SIBIRICA* DU TOUR (*PINACEAE*)

Для целей ретроспективного изучения динамики семеношения, величины закладки и потерь урожая *Pinus sibirica* Du Tour за длительные промежутки времени (до 100 и более лет) и на основе учета связи репродуктивной деятельности с климатическими факторами предложен метод поиска следов опавших шишек на поперечных срезах оснований мутовок плодоносящих ветвей.

Ретроспективное изучение жизнедеятельности древесных растений всегда представляло значительный интерес. Особенно широкое распространение получил ретроспективный анализ в дендрохронологических и дендроклиматических исследованиях, базирующихся на изучении годичных слоев древесины. Структура и размеры этих слоев, являясь интегральным показателем жизнедеятельности дерева, характеризуют его состояние. Наблюдающиеся вариации в приросте деревьев в основном связываются с процессами роста и воздействием климатических условий. Влияние репродуктивной деятельности при этом хотя и признается, но не учитывается из-за значительной сложности определения величины урожаев за длительные промежутки времени. Оценка же уровня плодоношения и семеношения за небольшие сроки (10—15 лет) при помощи имеющихся методов не дает достаточного ряда распределения данных, необходимых как для их анализа, так и для установления корреляционных связей с приростом и другими изучаемыми факторами.

В связи с этим нами предложена модификация метода восстановления (реконструкции) величины урожаев сибирской кедровой сосны (кедра сибирского) *Pinus sibirica* Du Tour по следам опавших шишек.

Первоначальные основы этой методики были предложены А. Ренваллом (Rehvall, 1912) и Н. С. Нестеровым (1914), затем детализированы и широко использованы рядом исследователей при изучении динамики семеношения хвойных растений (Попов, 1939; Горчаковский, 1947, 1958; Розенберг, 1948; Трофимова, 1953; Некрасова, 1957, и др.). Сущность предложенного метода, наиболее полно описанного А. А. Корчагиным (1960), сводится к погодичному учету следов опавших шишек. По этим следам удается восстановить динамику урожаев за 10—15 лет. В дальнейшем по мере нарастания годичных колец плодоносящие ветви утолщаются, кора на них растягивается и наружные следы шишек становятся неразличимыми.

В связи с этим была сделана попытка обнаружить заросшие следы на поперечных срезах ветвей. Полученные в основании мутовок спилы показали, что следы шишек остаются внутри побега, они хорошо различимы и по ним можно восстановить динамику урожаев практически за весь период жизни дерева. Из рис. 1 видно, где нужно делать срезы (*а*),



Рис. 1. Следы опавших шишек у *Pinus sibirica* на поперечных срезах плодоносящих ветвей.

а — место среза; *б*, *г*—*з* — следы ножек шишек; *в* — следы боковых побегов.

как выглядят заросшие остатки ножек шишек (*б*, *г*—*з*) и как они отличаются от следов боковых побегов (*в*). Последние имеют самые различные размеры как по длине, так и по толщине. Следы шишек располагаются ниже, в основании мутовок, примерно в 1 см от точки пересечения продольной оси ветви с осями боковых побегов. Определение места среза и характера следов заросших ножек шишек следует начинать с тех мутовок, где хорошо заметны наружные следы. Особенно это важно делать для установления различий между следами созревших нормально развитых шишек и тех шишек, которые опали в процессе формирования и созревания. Наружные следы созревших шишек имеют вид овальных, довольно глубоких и заметных на коре рубцов. На поперечных срезах ветвей им соответствуют четко выраженные контуры сердцевинной части ножек, оканчивающихся или ярким закруглением засмоленной ранки (*а*, *б*, *г*, *ж*), или светлым «лучом» (*з*). Такие следы часто сопровождаются специфической деформацией годичных колец, приобретающих вид розетки (*е*) или сплошного засмоленного ядра (*д*) в результате разрыва большим количеством шишек флоэмных и ксилемных тканей побега.

Недоразвитые, преждевременно опавшие шишки оставляют на коре неглубокие следы, имеющие вид небольших «треугольничков» или «язычков». Последние обычно остаются после опада однолетних шишек. На срезах таким следам соответствуют менее яркие, не засмоленные ножки шишек, оканчивающиеся лишь небольшим «лучом» (*з* — след от преждевременно опавшей шишки в нижней части среза, два других следа — от нормально созревших шишек).

Рис. 2. Типичная форма кроны и женского яруса (верхняя часть) у *Pinus sibirica*.



Поиск следов шишек, особенно преждевременно опавших, возможен также рентгенографическим способом. Применение рентгенографии наиболее целесообразно в тех случаях, когда следы мало заметны или же срез сделан неудачно. При отработке условий съемки в лаборатории А. И. Ирошникова, которому автор приносит искреннюю благодарность за содействие в работе, установлено, что при оптимальной толщине выпила (5—7 мм) сила тока в рентгеноустановке должна быть 12 мА, напряжение 12 квт, экспозиция 6 мин. При соответствующей тренировке для распознавания следов шишек, которую нужно проводить на ветвях с хорошо заметными наружными следами шишек (до 10—15 лет), можно точно различать все вариации следов. Отбор ветвей для анализа должен производиться в женском ярусе кроны, имеющем обычно канделябровидную форму (рис. 2). Наиболее пригодны ветви с одной вершиной, особенно в случае рассмотрения связей плодоношения с интенсивностью роста побегов (рис. 3). Там, где предполагается изучение лишь динамики урожаев, могут быть использованы ветви с несколькими вершинами. Такие ветви часто встречаются в нижней части женского яруса.

Наиболее приемлем отбор модельных ветвей с дерева с 3-кратным повтором их по возрастным группам в 30, 60 и 100 лет. При объединении данных в один ряд показателя урожайности (число шишек на один побег) крайние значения отбрасываются: у всех ветвей — за первые 3—4 года (до вступления в плодоношение), у старых — за последние десятки лет (после его прекращения). Основанием для этого в обоих случаях является отсутствие следов шишек. Внутри ряда такая информация учитывается, так как она отражает неурожайные годы, во время которых следы бывают слабо заметными вследствие преимущественного опада погибших от заморозков или неопыления однолетних шишечек.

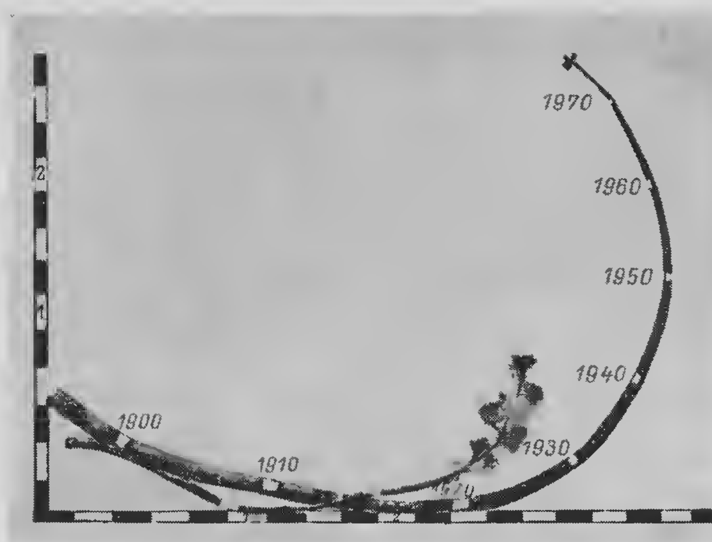


Рис. 3. Типичная форма плодоносящей ветви кедра сибирского (возраст большой ветви 81 год, малой — 43).

Для взятия модельных ветвей отбираются на менее 3—5 штук деревьев I и II классов развития в возрасте 200—250 лет с одной пробной площади.

Ретроспективное изучение семеношения кедра сибирского на основе предложенной методики дает возможность учесть влияние репродуктивной деятельности деревьев на размеры и структуру годичных колец, проследить цикличность урожаев, разработать способы долгосрочного и сверхдолгосрочного их прогноза, построить онтогенетическую модель связи роста и плодоношения побегов. В своей основе это метод, вероятно, может быть распространен и на ряд других хвойных растений.

ЛИТЕРАТУРА

Горчаковский П. Л. (1947). Новые возможности в изучении динамики плодоношения некоторых хвойных. Природа, 2. — Горчаковский П. Л. (1958). Новое в методике исследований динамики семеношения хвойных пород. Бот. ж., 43, 10. — Корчагин А. А. (1960). Методы учета семеношения древесных пород и лесных сообществ. Полевая геоботаника, II. — Некрасова Т. П. (1957). К методике изучения динамики плодоношения хвойных. Изв. Зап.-Сиб. фил. АН СССР, 6. — Нестеров Н. С. (1914). К вопросу о методике исследования плодоношения деревьев. Лесопромышлн. вест., 26. — Попов В. В. (1939). Орехопроизводительность кедровников Сибири. Лесн. хоз., 3. — Розенберг В. А. (1948). Плодоношение пихты белокорой (*Abies nephrolepis* Max.) в южном Приморье. Мат. к изуч. природ. ресурсов Дальнего Востока, 1. — Трофимова З. И. (1953). Определение урожайности сосны биологическим методом. Лесн. хоз., 1. — Renvall A. (1912). Die periodischen Erschienungen der Reproduction der Kiefer an der polaren Waldgrenze. Acta forest., Fennica, Bd. 1.

Институт леса и древесины
им. В. Н. Сукачева СО АН СССР
Новосибирск.

Получено 16 V 1977.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.394.75 : 561 (571.651)

В. В. Федотов

ПАПОРОТНИКИ ПОЗДНЕЭОЦЕНОВОЙ ФЛОРЫ РАЙЧИХИ (АМУРСКАЯ ОБЛАСТЬ)

V. V. FEDOTOV. FERNS OF LATE EOCENE FLORA OF RAJCHIKHA (AMUR DISTRICT)

В составе позднеэоценовой флоры Райчихи автором определено 10 видов папоротников. Пять из них описаны: *Anemia elongata* (Newb.) Knowlt., *Dryopteris rajczichensis* Fedotov sp. nov., *Asplenium? coloradense* Knowlt., *Sphenopteris rajczichensis* Fedotov sp. nov., *S.* cf. *eocenica* Ettingsh. Систематический состав папоротников подтверждает мнение автора о существовании райчихинской флоры в условиях теплоумеренного или субтропического климата.

Флора Райчихи, происходящая из песчано-глинистой толщи, получившей название райчихинских слоев, является одной из самых своеобразных по систематическому составу флор Дальнего Востока. Однако сведения о макроостатках этой флоры содержатся лишь в немногих работах (Байковская, 1950; Криштофович, 1952; Ахметьев, 1973). Некоторые результаты изучения огромной коллекции, собранной в течение восьми полевых сезонов, изложены нами ранее (Федотов, 1975, 1978, и др.).

В геологическом разрезе породы райчихинских слоев подстилаются породами кивдинской свиты обычно без видимого перерыва, а их флористические комплексы различны (Федотов, 1974). По нашему мнению, между флорами этих смежных стратиграфических подразделений нет преемственности. Анализ райчихинских папоротников, выполненный в данной работе, и анализ папоротников из кивдинской свиты, частично описанных нами ранее (Федотов, 1970), подтверждают это мнение. Особенности происхождения райчихинской флоры связаны со смещением к северу не менее чем на 18—20° зоны теплоумеренной субтропической растительности в позднем эоцене (Федотов, 1977).

До настоящего времени в составе этой флоры было описано шесть видов папоротников. Четыре из них: *Anemia amurensis* Krysht., *Anemia* sp., *Asplenium coloradense* Knowlt., *Asplenium* sp., описаны Криштофовичем (1952), а два — *Acrostichum* (?) sp., *Salvinia* sp. — Байковской (1950). Коллекции этих исследователей хранятся в Центральном научно-исследовательском геолого-разведочном музее в г. Ленинграде (ЦНИГР музее) — соответственно №№ 7157 и 6540. Правильность отдельных определений пересмотрена мною на основе более полного фактического материала. Установлено, что под названием *Anemia amurensis* были определены остатки *Sphenopteris* cf. *eocenica* Ettingsh., а под названием *Asplenium* sp. указан, по-видимому, фрагмент *Pteris*. Этот фрагмент (экз. № 7, колл. № 7157) имеет жилкование, сходное с жилкованием *Pteris* sp. из коллекции автора (экз. № 29, колл. № 1351). *Anemia* sp. был определен по маленькому фрагменту листа *Nithophyllites* (экз. № 10, колл. № 7157), а *Acrostichum* (?) sp. описан по ланцетному листу (экз. № 1, колл. № 6540) *Myrtophyllum amurense* Fedotov. Незначительное количество остатков папоротников в коллекциях Криштофовича и Байковской рассматривалось ими как одна из особенностей флоры (Криштофович, 1946, 1952; Байковская, 1950). По нашему мнению, папоротники — довольно обычный

элемент райчихинской флоры. В нашей коллекции определено 10 видов папоротников: *Hymenophyllaceae* gen. sp., 1 экз. (рис. 3, *3* — см. вклейку), *Anemia elongata* (Newb.) Knowlt. (4 местонахождения, 25 экз.), *Lygodium* sp. (2 мест., 2 экз. — рис. 1, *4* — см. вклейку; рис. 2, *2*), *Pteris* sp. (4 мест., 4 экз. — рис. 3, *2* — см. вклейку), *Dryopteris rajczichensis* Fedotov sp. nov. (1 мест., 7 экз.), *Asplenium* ? *coloradense* Knowlt. (4 мест., 13 экз.), *Salvinia* sp. (многочисленные экземпляры), *Regnellidium amurense* Fedotov (1 мест., 7 экз.), *Sphenopteris rajczichensis* Fedotov sp. nov. (2 мест., 3 экз.), *Sphenopteris* cf. *eocenica* Ettingsh. (3 мест., 5 экз.). Кроме того, в коллекции содержатся остатки папоротников еще пяти форм. По экологическим особенностям райчихинские папоротники, вероятно, были обитателями теплоумеренного или субтропического климата. Среди райчихинских папоротников отсутствуют формы с жесткой листовой пластинкой, обычной у видов, обитающих в засушливых условиях. У некоторых из них — *Hymenophyllaceae* gen. sp., *Sphenopteris rajczichensis*, *S.* cf. *eocenica* — листья с очень тонкой пластинкой, что свидетельствует о влажных условиях их произрастания, по крайней мере под пологом леса.

Описанный ниже материал хранится в колл. № 1351 в Дальневосточном геологическом институте ДВНЦ АН СССР (ДВГИ) в г. Владивостоке и в колл. № 1470 в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР в г. Ленинграде (БИН).

Anemia elongata (Newb.) Knowlt.

(рис. 1, *1—3*, *5*, *6*)

Anemia elongata (Newb.) Knowlt. 1922, U. S. Geol. Survey, Prof. Paper 130 : 112, pl. 2, fig. 2; Brown 1962, U. S. Geol. Survey, Prof. Paper 375, 4 : 44, pl. 6, fig. 8. — *Sphenopteris* (*Asplenium*) *elongata* Newb. 1863, Boston, Soc. Nat. Hist. Journ. 7, 4 : 511. *Diplazium crossii* (Knowlt). Knowlt. 1930, U. S. Geol. Survey, Prof. Paper 155 : 23, pl. 2, fig. 6.

Лектотип: Knowlton 1922, U. S. Geol. Survey, Prof. Paper 130 : 112, pl. 2, fig. 2; свита Лярами, Эриэ (Erie?), Колорадо, США.

Диагноз. Листья дважды (?) перистые, перья и перышки продолговатые до удлиненно-ланцетных с почти параллельными краями, постепенно суживающимися в удлиненно-заостренную верхушку. Край перышек зубчатый, зубцы разной величины, косотреугольные с прямыми сторонами и острой верхушкой, внешняя сторона зубцов иногда слегка выпуклая. Жилкование перистое; боковые жилки тонкие, от главной жилки отходят под углом 20—40°, ветвятся повторно дихотомически 1—5 раз.

Описание. Листья дважды (?) перистые. Наиболее крупные фрагменты перьев и перышек в коллекции 5—8 см дл., 1.1—2.0 см шир. Полная длина перьев до 15 (?) см. Перья свободно расставленные в основании листа, по направлению к верхушке постепенно сменяются крупными перышками с клиновидным основанием, постепенно переходящими в более мелкие перышки с низбегающей на стержень нижней и пережатой верхней сторонами, вблизи верхушки расположены перышки, прикрепляющиеся к стержню всем основанием и с более или менее сросшимися сторонами. К стержню листа перья и перышки прикрепляются очередно или почти супротивно под углом 30—40°. Верхняя часть пера с частично сросшимися перышками изображена на рис. 1, *6*. Главная жилка перышек слабо выделяется среди боковых жилок. Перышки продолговатые до удлиненно-ланцетных, с почти параллельными краями, постепенно суживающимися в удлиненно-заостренную верхушку. Край перьев зубчатый. Зубцы чаще средней величины и крупные (2—6×4—10 мм) или мелкие (меньше 1 мм дл. и 2 мм шир.), косотреугольные, направлены вверх и в стороны, с почти прямыми сторонами и острой верхушкой, внешняя сторона зубцов иногда слегка выпуклая. Зубцы разделены остроугольными выемками. У перышек, расположенных вблизи верхушки, край с мелкими, едва различимыми зубцами. Жилкование перистое. Боковые жилки тонкие, сближенные, отходят от стержня пера под углом 20—40°, повторно дихотомически

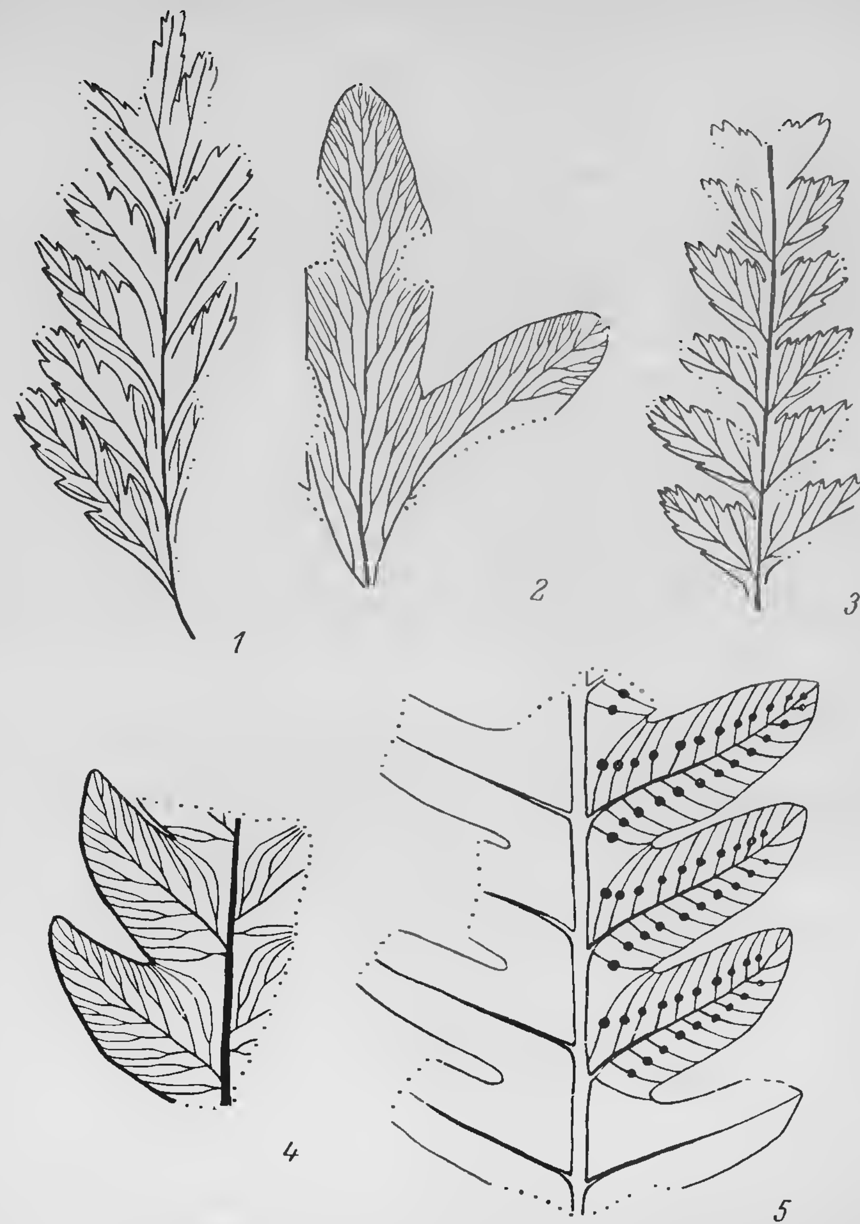


Рис. 2. Детали жилкования райчихинских папоротников.

1 — *Sphenopteris* cf. *eocenica* Ettingsh., экз. № 1727а, ×1.7; *2* — *Lygodium* sp., экз. № 1033а, ×1.7; *3* — *Sphenopteris rajczichensis* Fedotov sp. nov., голотип, экз. № 1825, ×1.7; *4* — *Dryopteris rajczichensis* Fedotov sp. nov., экз. № 6, ×2; *5* — *Asplenium? coloradense* Knowlt., экз. № 8, ×2.

ветвятся 2—5 раз под очень острым углом. Ветвление жилок происходит без определенной последовательности.

Сравнение. Райчихинские фрагменты обнаруживают очень близкое сходство с лектотипом, представленным верхней частью листа 14.5 см длины с удлиненно-ланцетными перьями последнего порядка. На приведенном Нолтоном (Knowlton, 1922, pl. 2, fig. 2) изображении можно различить, что вторичные жилки ветвятся от 1 до 4 раз (чаще 2—3 раза). По форме, размеру и характеру прикрепления перышек экз. № 1317 (рис. 1, *3*) сходен с экземпляром *A. elongata* из палеоценовой свиты Форт Юнион (нижней) в Вайоминге, изображенным Брауном (Brown, 1962, pl. 6, fig. 8). У американского образца перышки продолговатые с почти параллельными краями, слегка надрезанными на некрупные

зубцы, как у райчихинских экземпляров №№ 13, 14, 1682. К сожалению, характер жилкования у американского экземпляра плохо различим.

Известно более 20 ископаемых видов *Anemia*. Самостоятельность одних сомнительна, а объем других неясен, так как многие виды были основаны на фрагментарном материале и на несущественных признаках (Berry, 1916; Knowlton, 1917). Бартель (Barthel, 1976) отнес большинство из этих ископаемых видов к формальному роду *Ruffordia*.

Объем *A. elongata* обычно понимается широко (Knowlton, 1922; Brown, 1962; Pabst, 1968, и др.), тогда как мы значительно сужаем его. После знакомства с изменчивостью листьев видов *Anemia*, хранящихся в гербарии БИНа, и располагая значительным ископаемым материалом, мы пришли к заключению, что характер изменчивости листьев *A. elongata* отличает ее от ряда видов, ранее объединяемых с нею. Для *A. elongata* характерно многократное ветвление боковых жилок, удлиненно-ланцетная форма перьев и перышек с почти параллельными или плавно суживающимися краями, зубцы с почти прямыми сторонами и острой верхушкой. Эти признаки позволили исключить из состава *A. elongata* виды, листья которых имеют перья овальной, ширококоланцетной, удлиненно-яйцевидной и треугольной формы, а также виды, у которых перышки с одно-двукратноразветвленными боковыми жилками. *A. subcretacea* (Sap.) Gard. et Ettingsh., описанная из эоцена Борнемута в Южной Англии (Gardner, Ettingshausen, 1879—1882), по форме перьев близка к *A. elongata*, но отличается менее разветвленными боковыми жилками (однажды-триждывильчатыми) и зубцами с притупленной верхушкой. На Дальнем Востоке несколько ископаемых находок сближают с *A. elongata*. Из верхнемеловых отложений р. Тетюхе в Приморском крае Криштофович (1939) описал под названием *A.* cf. *elongata* фрагменты маленьких перышек плохой сохранности. По его мнению, они сходны с удлиненно-яйцевидным пером *A. perplexa* Hollick, изображенным Ньюберри (Newberry, 1898, pl. 15, fig. 1a). Из сеноманско-туронских отложений Сахалина известна другая находка *A.* cf. *elongata* (Криштофович, Байковская, 1960). Этот материал был нами просмотрен (ЦНИГР музей, колл. № 6256). Фрагментарность и плохая сохранность остатков, как и у тетюхинских экземпляров, препятствуют установлению их более точного систематического положения. Отметим, что в работе А. Н. Криштофовича и Т. Н. Байковской допущена неточность — в работе Нолтона (Knowlton, 1900), на которую ссылаются авторы при сравнении *A.* cf. *elongata*, описана не *A. elongata*, а *A. subcretacea*, и ее описание не сопровождается изображением.

Исследованный материал: колл. № 1351 (ДВГИ), экз. №№ 13, 14, 27, 30, 31, 1039, 1043, 1051, 1062, 1087, 1317, 1682 и др., всего 25 отпечатков перьев последнего и предпоследнего порядков.

Распространение. Палеоцен: свита Лярами, Эриэ (Erie ?), Колорадо, США; Пойнт оф Рокс (Point of Rocks), Вайоминг, США; свита Денвер, Голден (Golden), Мидл Парк (Middle Park) Колорадо, США. Поздний эоцен: райчихинские слои, г. Райчихинск, Амурская обл.

Dryopteris rajczichensis Fedotov, sp. nov.[1]

(рис. 2, *4*; рис. 3, *6*, *7*)

Голотип: экз. № 19, колл. № 1470 (БИН АН СССР, г. Ленинград); поздний эоцен, райчихинские слои, г. Райчихинск, Амурская обл.

Описание. Листья дважды перистые. Стержень листа до 0.35 см ширины в нижней части (экз. № 19), с чуть выступающим широким килем на нижней поверхности. Перья последнего порядка катадромные, очередные, отходят от стержня листа под углом 45—60° с интервалом около 3 см. Перья линейные, с параллельными краями почти по всей длине, за исключением верхушки, где они постепенно суживаются. Наиболее крупные фрагменты перьев 5—6.5 см дл., 1.6—2.2 см шир. Стержни перьев

[1] Название вида от р. Райчиха, — притока р. Амур.

тонкие, прямые. Перышки 0.7—1.1 см дл., 0.4—0.5 см шир., очередные или супротивные, языковидные, чуть изогнутые к верхушке пера, в основании сросшиеся примерно на четверть; верхушки перышек короткозаостренные или притупленные. Края перышек ровные, цельные, вначале постепенно, а затем довольно быстро суживаются к верхушке. Главная жилка перышек отходит от стержня пера под углом 75—80°, почти прямая или в верхней части немного изогнутая. Боковые жилки в количестве 10—14 пар, очередные или почти супротивные, тонкие, неветвящиеся, почти прямые или дуговидно изогнутые, особенно нижние из них. Сорусы округлые, менее 1 мм в поперечнике, расположены примерно на половине длины вторичных жилок, с каждой стороны главной жилки образуют по одному ряду из 9—12 сорусов. В центре отпечатка остается углубление от ложа соруса (на противоотпечатке — бугорок). При увеличении (×40) заметны отпечатки спорангиев. Спорангии мелкие (115—145 мкм), их ножки длиннее тела спорангия.

Сравнение. Среди ископаемых видов *Dryopteris* описанный вид наиболее сходен с *D. xantholithensis* Knowlt. из эоценовых отложений Йеллоустонского национального парка в Сев. Америке (Khowlton, 1899) по величине, форме перышек и положению сорусов. Боковые жилки у перышек обоих видов неветвящиеся, но количество вторичных жилок (9—10 пар) и число сорусов (5—9 пар) у *D. xantholithensis* меньше, чем у *D. rajczichensis*. У первого из этих видов перышки более сросшиеся, чем у последнего. Мы обратили внимание на близкое сходство описанных остатков *D. rajczichensis* с листьями папоротника, известного из эоценовых отложений Сезанна во Франции как *Polypodites thelypteroides* Brongn. (Brongniart, 1849; Watelet, 1866, и др.) или как *Alsophila thelypteroides* (Brongn.) Sap. (Saporta, 1868). Этот вид Сапорта (Saporta, 1865) относил и к роду *Lastrea*. Единственным морфологическим отличием *D. rajczichensis* от французского вида, по-видимому, является катадромный характер перьев первого. Сохранившихся признаков спороношения у остатков *Alsophila thelypteroides* недостаточно, чтобы решить, относится ли этот вид к сем. *Cyatheaceae* или *Dryopteridaceae*.

Среди современных видов рода *Dryopteris* описанный вид обнаруживает близкое сходство с *D. normalis* C. Christ., распространенным в Центральной Америке. Количество сорусов у этого вида обычно 8—10 пар. По строению и величине перьев к *D. rajczichensis* особенно близок современный *Pneumatopteris xylodes* (G. Kunze) Holttum[2] из Японии. Отличие перьев современного вида от ископаемого состоит лишь в том, что спорангии у первого расположены ближе к главной жилке. Современный вид ранее входил в состав рода *Dryopteris*, он был выделен из него на основании признаков, не сохраняющихся в ископаемом состоянии (строение чешуй и др.).

Исследованный материал: колл. № 1351 (ДВГИ), экз. №№ 5, 6, 19, 21, 22, 24, 25 — отпечатки фрагментов фертильных и стерильных листьев.

Распространение. Поздний эоцен, райчихинские слои, г. Райчихинск, Амурская обл.

Asplenium ? *coloradense* Knowlt.

(рис. 2, *5*; рис. 3, *8*)

Asplenium ?coloradense Knowlt. 1917, U. S. Geol. Survey, Prof. Paper, 101 : 245, pl. 30, fig. 1, 2. — *Asplenium coloradense* Knowlt., Криштофович 1952, Бот. ж. 37, 3 : 322, табл. 1, фиг. *1*, *2*.

Описание. Листья крупные, дваждыперистые, представлены фрагментом средней части листа длиною 9 см с остатками нескольких перьев и разрозненными фрагментами перьев последнего порядка до 11 см дл., 2. 4 см шир. Стержень листа до 2 мм ширины с малозаметным

[2] *Pneumatopteris xylodes* (G. Kunze) Holttum, 1971, Blumea, 19 : 42. — *Aspidium xylodes* G. Kunze, 1851, Linnaea, 24 : 283. — *Dryopteris xylodes* (G. Kunze) Christ., 1909, in Lecomte, Not. Syst. 1 : 41.

килем. Перья линейные, с краями, параллельными примерно до верхней трети или четверти. Стержень пера прямой, около 1 мм шир. Перышки 0.8—1.35 см дл., 0.8—1.1 см шир., почти супротивные или очередные, слегка серповидно изогнутые, сросшиеся в основании, с притупленной или острой верхушкой, цельным, ровным краем. Перышки разделены узкими остроугольными выемками на $^1/_2$—$^3/_4$ длины. Жилкование перистое. Главная жилка отходит от стержня пера под углом 60—70°, сильно утончается и заканчивается в верхушке перышка, иногда ее окончание вильчато разветвляется. Боковых жилок 6—9 пар, они отходят под углом 60—75° в основании перышка и под углом 30—40° у верхушки, однократно вильчато ветвятся, более или менее дуговидно изгибаются и плавно входят в край перышка. Характер прохождения базальных жилок специфичен для этого вида. На нижней стороне перышка базальная жилка обычно отходит от стержня пера на расстоянии около 1 мм от главной жилки и лишь изредка— от ее основания. Базальная жилка на верхней стороне перышек характеризуется тем, что обе ее ветви вначале идут почти параллельно стержню, затем круто изгибаются, особенно нижняя из них, и выходят в край перышка около дна выемки.

С р а в н е н и е. Форма перышек и характер жилкования описанных остатков свидетельствуют о принадлежности их к *Asplenium* ? *coloradense* Knowlt., описанному Нолтоном (Knowlton, 1917: pl. 30, fig. 1, 2) из верхнемеловых отложений Колорадо. Особенно сходен с типовыми экземплярами экз. № 12а (табл. 1, фиг. 8). Некоторые из описанных экземпляров (экз. №№ 55, 56) имеют перья менее рассеченные, чем перья типовых экземпляров. Остатки этого вида из коллекции А. Н. Криштофовича тождественны выше описанным. Перья *A.* ? *coloradense* обнаруживают сходство с перьями *A. magnum* Knowlt. из эоценовых отложений Йеллоустонского национального парка (Knowlton, 1899) и из верхнемеловых отложений Колорадо (Hollick, 1902). Нолтон считал, что листья *A.* ? *coloradense* отличаются от листьев *A. magnum* большей рассеченностью перьев (почти до стержня) и тем, что у *A.* ? *coloradense* листья дваждыперистые, тогда как у *A. magnum* они перистые. Систематическое положение *A.* ? *coloradense* неясно. Нельзя с уверенностью отнести этот вид к роду *Asplenium*, так как среди современных видов этого рода трудно указать сходный вид. Характер жилкования листьев сходен с жилкованием листьев современного *Cibotium menziesii* Hook. из Австралии. Довольно ограниченный материал по этому современному виду, имеющийся в нашем распоряжении, и отсутствие спороношений у ископаемых остатков не позволяют провести достаточно полное сравнение. Более отдаленное сходство *A.* ? *coloradense* имеет с некоторыми видами *Osmunda*.

И с с л е д о в а н н ы й м а т е р и а л: колл. № 1351 (ДВГИ), экз. №№ 8а, б, в, 9а, б, 12а, 45а (с противоотпечатком), 56, 1119 — перья последнего порядка; экз. № 55 — средняя часть дважды перистого листа.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Поздний мел, свита Вермехо (Vermejo), Роквэл (Rockvale) и Вальзенбург (Walsenburg), Колорадо, США. Поздний эоцен, райчихинские слои, г. Райчихинск, Амурская обл.

Sphenopteris rajczichensis Fedotov sp. nov.

(рис. 2, *3*; рис. 3, *9*, *10*)

Г о л о т и п: экз. № 1825, колл. № 1470 (БИН АН СССР, г. Ленинград); поздний эоцен, райчихинские слои, г. Райчихинск, Амурская обл.

Д и а г н о з. Листья дваждыперистые (?). Перья последнего порядка продолговатые, постепенно суживаются в удлиненную верхушку; перышки почти супротивные, сфеноптероидные, асимметричные. Жилкование перистое. Боковые жилки на верхней стороне перышек однажды вильчато разветвленные, реже простые, заканчиваются в верхушках сдвоенных зубчиков, на нижней стороне перышек боковые жилки простые, заканчиваются в верхушках простых зубчиков.

О п и с а н и е. Вид представлен фрагментами трех перьев последнего порядка: экз. № 1825 — 3.7 см дл., 1.4 см шир.; экз. № 1806 — 2.5 см дл., 0.9 см шир. Экземпляр № 1806б представляет верхушку пера Перья тонкой текстуры, рассечены почти до стержня, постепенно сужива ются в удлиненную верхушку. Перышки асимметричные, 0.3—0.8 см дл., 0.2—0.5 см шир., очередные или почти супротивные, нижняя сторона перышек низбегает на стержень; верхушки заостренные, закруглены только у перышек, расположенных на верхушке перьев. Край перышек зубчатый. Зубчики мелкие, не более 0.1×0.1 см с острыми верхушками; на нижней стороне перышек зубчики косотреугольные, направленные преимущественно в стороны, на верхней стороне перышек зубчики попарно сближенные, треугольные, направленные вверх и в стороны. Жилкование перистое. Главная жилка отходит от стержня под углом 45—60°, иногда извилистая при ответвлениях вторичных жилок, заканчивается в верхушке перышка. Боковые жилки отходят под углом 20—40°, жилки верхнего ряда дважды вильчато разветвленные, реже простые, жилки нижнего ряда простые; окончания жилок входят в зубчики.

С р а в н е н и е. Описанный вид отнесен к формальному роду *Sphenopteris*, так как при отсутствии признаков спороношения имеет сфеноптероидные перышки и свойственный этому роду характер жилкования. Мы обнаружили сходство описанных остатков с рядом видов *Athyrium*, однако доказать их принадлежность к этому роду без дополнительных данных трудно. По характеру жилкования и форме перышек *S. rajczichensis* близок к современному *A. subspinulosum* (Christ.) R. C. Ching, обитающему в тенистых смешанных и широколиственных лесах Японии, Кореи, Китая и на территории советского Дальнего Востока (на юге Приморья, о. Сахалин). Описанные остатки особенно близки к экземплярам *A. lucidulum* Kom. (А. Криштофович, № 1945, о. Сахалин, LE). У стерильных сахалинских листьев встречаются перья последнего порядка, почти полностью сходные с ископаемыми экземплярами, от которых отличаются слегка притупленными верхушками перышек и тем, что среди боковых жилок на внешней стороне перышек встречаются как простые, так и вильчато разветвленные, тогда как у перышек райчихинского вида обнаружены только простые вторичные жилки. Почти такое же близкое сходство райчихинские экземпляры проявляют с экземплярами *A. yokoscense* (Franch. et Sav.) Christ., произрастающим под пологом смешанных и широколиственных лесов Кореи, Японии, Северо-Восточного Китая и на юге советского Дальнего Востока (юг Приморья, о. Сахалин, Курильские о-ва). Перышки современного вида несколько более продолговатые, а вследствие большей рассеченности пера их верхняя сторона часто выпуклая. Степень рассеченности перьев последнего порядка у *A. yokoscense* увеличивается от верхушки к основанию настолько, что некоторые перышки становятся типично сфеноптероидными. Описанные выше остатки по форме перышек и характеру жилкования проявляют некоторое сходство с остатками листьев *A. delicatula* Oishi et Huzioka, описанного из эоцена о. Хоккайдо в Японии (Oishi, Huzioka, 1941), но перья последнего значительно мельче, с закругленной верхушкой и примерно в 1.5—2 раза меньшим числом перышек на перьях.

И с с л е д о в а н н ы й м а т е р и а л: колл. № 1351 (ДВГИ), экз. № 1806б (с противоотпечатком), № 1976; колл. № 1470 (БИН АН СССР), экз. № 1825 (с противоотпечатком).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Поздний эоцен, райчихинские слои, г. Райчихинск, Амурская обл.

Sphenopteris cf. *eocenica* Ettingsh.

(рис. 2, *1*; рис. 3, *4*, *5*)

Anemia amurensis Krysht., Криштофович 1952, Бот. ж. 37, 3 : 323, табл. 1, фиг. *3*, *4*.

О п и с а н и е. Листья тонкой текстуры. Сохранились верхушка пера (рис. 3, *4*), целое перо последнего порядка (рис. 3, *5*) и мелкие фрагменты перьев и перышек. Верхушка перышка (экз. № 1819) удлиненно-заостренная, с тонким чуть окрыленным стержнем и перышками, отходящими

поочередно под углом 30—45°. Перышки 0.4—1.6 см дл., 0.3—0.4 см шир., сфеноптероидные с низбегающей на стержень нижней и слегка пережатой верхней сторонами, удлиненно-ланцетные с острой верхушкой. Края перышек надрезаны на 1—6 острых, направленных вверх долек. Перо последнего порядка (экз. № 1727а) анадромное, удлиненно-дельтовидное, с острой верхушкой. Базальное перо нижнего ряда меньше последующих. На этом экземпляре наиболее отчетливо виден характер жилкования. Жилкование перистое. Главная жилка перышек выходит под острым углом и сразу отгибается до 30—40°. Боковые жилки очередные, отходят под углом 20—35°, простые, однажды или дважды (?) вильчато разветвленные, заканчиваются в верхушках долек. Обе ветви боковой жилки, входящие в дольку, слегка сближаются вблизи верхушки, одна из них входит в верхушку, другая теряется, лишь иногда одна из ветвей подходит к дну выемки, разделяющей дольки.

Сравнение. По величине, форме, прикреплению перышек, тонкой текстуре, характеру рассеченности края перышек и жилкованию рассматриваемые экземпляры сходны с листьями *Sphenopteris eocenica* Ettingsh. из эоцена Югославии (Ettingshausen, 1854). Их отождествлению препятствует недостаток имеющегося в нашем распоряжении материала. Описанные фрагменты листьев обнаруживают сходство с листьями *Dryopteris lakesii* (Lesq.) Knowlt. из палеоценовых отложений в Колорадо (Knowlton, 1930), особенно с фрагментами листьев, описанных Лекере (Lesquereux, 1878) как *Sphenopteris membranacea*. Однако перышки у листьев американского вида рассечены менее глубоко, их дольки шире и тупозаостренные. Нолтон (Knowlton, 1930) считал, что *S. eocenica* близкородствен *D. lakesii*. Из райчихинских слоев остатки *S.* cf. *eocenica* были описаны Криштофовичем (1952) как *Anemia amurensis* Krysht. Изучив образцы из его коллекции (ЦНИГР музей, колл. № 7157), мы обнаружили их полное сходство с фрагментами описанных нами перьев и перышек. Отсутствие спороношений затрудняет уточнение систематического положения данного вида. Можно предположить, что он принадлежит роду *Dryopteris*. Описанные фрагменты перьев по характеру рассеченности и особенностям жилкования обнаруживают сходство с перьями некоторых современных видов *Metathelypteris* и *Lastreopsis*. Первоначально эти виды входили в состав рода *Dryopteris*.

Исследованный материал: колл. № 1351 (ДВГИ), экз. №№ 51, 52, 53, 1727а, 1819 — отпечатки фрагментов листьев.

Распространение. Поздний эоцен, райчихинские слои, г. Райчихинск, Амурская обл.

ЛИТЕРАТУРА

Ахметьев М. А. (1973). Палеоценовые и эоценовые флоры юга Дальнего Востока СССР и сопредельных стран и их стратиграфическое положение. Сов. геол., 7. — Байковская Т. Н. (1950). Палеоценовая флора Зее-Буреинской равнины. Вопр. палеонтол., 1. — Криштофович А. Н. (1939). Новые находки ископаемых флор на Дальнем Востоке. В кн.: Академику В. А. Обручеву, 2. — Криштофович А. Н. (1946). К истории третичного периода Дальнего Востока. Мат. ВСЕГЕИ, общ. сер., 7. — Криштофович А. Н. (1952). Флора Райчихи — новое звено третичной флоры на Дальнем Востоке. Бот. ж., 37, 3. — Криштофович А. Н., Т. Н. Байковская. (1960). Меловая флора Сахалина. — Федотов В. В. (1970). Новые виды аспидиевых и полиподиевых папоротников с сохранившимися спороношениями из палеогена Зее-Буреинской депрессии. Палеонтол. ж., 4. — Федотов В. В. (1974). Палеофлористические комплексы и стратиграфия райчихинского буроугольного месторождения. В кн.: Вопросы биостратиграфии советского Дальнего Востока. Владивосток. — Федотов В. В. (1975). О некоторых теплолюбивых представителях эоценовой флоры Райчихи Амурской области. В кн.: Материалы по палеоботанике и стратиграфии континентальных отложений советского Дальнего Востока. Владивосток. — Федотов В. В. (1977). Новые виды эоценовой флоры Райчихи Амурской области. Бот. ж., 62, 7. — Федотов В. В. (1978). Род *Regnellidium* (*Marsileaceae*) в позднеэоценовой флоре Райчихи Амурской области. Бот. ж., 63, 5. — Barthel M. (1976). Farne und Cycadeen. In: Eozane Floren des Geiseltales. Abhandlungen des Zentralen Geologischen Instituts. Heft 26. — Berry E. W. (1916). The Lower eocene floras of Southeastern North America. U. S. Geol. Survey Prof. Paper, 91. — Berry E. W. (1930). A Flora of Green River Age in the Wind River Basin of Wyoming. U. S. Geol. Survey Prof. Paper, 165-B. — Brongniart A. (1849). Tableau des genres de vegetaux fossiles. — Brown R. W. (1962). Palaeocene flora of the Rocky Mountains and Great Plains. U. S. Geol. Survey Prof. Paper, 375. — Ettingshausen C. (1854). Die Eocene Flora des Monte Promina. Denkschriften der Kaiserlichen Academie der Wissenschaften, math.-nat. classe, 8, 2. — Gardner J. S., C. Ettingshausen. (1879—1882). A Monograph of the British Eocene Flora. I. *Filices*. — Heer O. (1882). Die Fossile Flora der Polarlander. Flora Fossilis Arctica, 6, 2. — Hollick A. (1902). Fossil ferns from the Laramie group of Colorado. Torreya, 2, 10. — Knowlton F. H. (1893). Annotated list of the fossil plants of the Bozeman, Montana, Coal Field, with table of distribution and description of new species. U. S. Geol. Survey Bull., 105. — Knowlton F. H. (1899). Fossil Flora of the Yellowstone National Park. U. S. Geol. Survey, Monogr., 32, p. 2. — Knowlton F. H. (1900). Flora of the Montana formation. U. S. Geol. Survey Bull., 163. — Knowlton F. H. (1917). Geology and paleontology of the Raton Mesa and other regions in Colorado and New Mexico. U. S. Geol. Survey Prof. Paper, 101. — Knowlton F. H. (1922). The Laramie flora of the Denver basin with a review of the Laramie problem. U. S. Geol. Survey Prof. Paper, 130. — Knowlton F. H. (1930). The flora of the Denver and associated formations of Colorado. U. S. Geol. Survey Prof. Paper, 155. — Lesquereux L. (1873). Enumeration and description of fossil plants from the western Tertiary formations. U. S. Geol. Survey of the Terr. Ann. Rept., 6. — Lesquereux L. (1874). The Lignitic formation and its fossil flora. U. S. Geol. and Georgr. Survey Terr. Ann. Rept. for 1873, part II. — Lesqueureux L. (1878). Contributions to the fossil flora of the Western Territories. 2. The Tertiary flora. U. S. Geol. Survey Terr. Rept., 7. — MacGinitie H. D. (1941). A Middle Eocene flora from the Central Sierra Nevada. Carnegie Inst. Wash. Publ., 534. — Newberry J. S. (1863). Descriptions of the fossil plants collected by Mr. George Gibbs. Boston Jour. Nat. History, 7. — Newberry J. S. (1898). The Later Extinct Floras of North America. U. S. Geol. Survey, Monogr., 35. — Oishi S., K. Huzioka. (1941). Studies on the Cenozoic plants of Hokkaido and Karahuto. I. Ferns from the Woodwardia sandstone of Hokkaido. Journ. Fac. Sci. Hokkaido Imp. Univ., ser. IV, 6, 2. — Pabst M. B. (1968). The flora of the Chuckanut formation of Northwestern Washington. Univ. Calif. Publ. in Geol. Sci., 76. — Saporta G. (1865). Etudes sur la vegetation du sud-est de la France a l'epoque tertiaire. Ann. Sci. Nat. serie, 5, botanique, III. — Saporta G. (1868). Prodrome d'une Flore fossile des Travertins anciens de Sezanne. Mem. Soc. Geol. France, ser. II, 8, 3. — Watelet A. (1866). Description des plantes fossiles du bassin de Paris.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 27 XII 77.

УДК 581.331.2 : 634.743 : 561 : 551.45 (282.247.412+282.247.33)

В. Ф. Тарасевич

ПЫЛЬЦА ЛОХА ИЗ МИОЦЕНА ОКСКО-ДОНСКОЙ РАВНИНЫ

V. F. TARASEVICH. POLLEN OF OLEASTER (*ELEAGNACEAE*) FROM MIOCENE OF OKA-DON PLAIN

При изучении миоценовой флоры Окско-Донской равнины нами была обнаружена пыльца двух видов лоха: *Elaeagnus triangulata* Taras. sp. nov. и *E. elaeagnoides* (W. Kr.) Taras. comb. nov.

Род *Elaeagnus* насчитывает в современной флоре около 60 видов и имеет довольно широкое географическое распространение. Его представители обитают главным образом в умеренных и субтропических областях северного полушария и лишь некоторые виды произрастают в тропической Азии. Они представлены кустарниками, реже — деревьями.

В палинологической литературе имеются немногочисленные исследования, содержащие описания морфологии пыльцы отдельных видов рода *Elaeagnus*. Описания современной пыльцы встречаются в работах Эрдтмана (Erdtman, 1952), Вана и др. (Wang et al., 1960), Лейнса (Leins, 1967), Тсен-Чиен Хуаня (Tseng-Chieng Huang, 1972), Л. А. Куприяновой (Куприянова, Алешина, 1972), Шимакуры (Shimakura, 1973) и др., а ископаемой пыльцы — у Пацлтовой (Pacltova, 1958), Крутча (Krutzsch, 1962), Е. Н. Анановой (1974) и др.

О довольно обширном ареале рода в третичное время, начиная с эоцена,

свидетельствуют находки ископаемых листьев, плодов и семян (Якубовская, 1963).

Нами была найдена пыльца двух видов лоха в миоценовых отложениях Окско-Донской равнины, имеющая определенное стратиграфическое значение.

Elaeagnus triangulata Tarasevicz sp. nov.

(см. рисунок, *1—4*—вклейка)

Голотип: см. рисунок, *1*, препарат 176/11, скважина 72, глубина 69 м, Окско-Донская равнина, с. Б. Лозовка, сосновские слои ламкинской свиты.

Паратипы: см. рисунок, *2*, препарат 248а, скважина 72, глубина 95 м, Окско-Донская равнина, с. Б. Лозовка, терновские слои ламкинской свиты; рисунок, *1*, *3*, *4*, препарат 248, глубина 95 м, там же.

Описание. Пыльцевые зерна трехбороздно-оровые, разнополярные, с экваториальным диаметром 38.2—40.1 мкм. Борозды 20.0—24.3 мкм длиной, экваториальные, щелевидные, с параллельными краями, края борозд неровные. Оры в виде сложной камеры, крупные, диаметр внутренней камеры 15.8—20.4, внешней — 5.0—7.1 мкм, диаметр апокольпиумов 16.2—19.5, ширина мезокольпиумов — 35.0—39.8 мкм, мезокольпиумы на оптическом сечении прямые, изредка слабовыпуклые. Экзина трехслойная, около 1.4 мкм толщиной, покровная, стерженьковый слой неразличим; скульптура четко выраженная, крупнобугорчатая. Край волнистый. Цвет пыльцевых зерен темно-желтый.

Изменчивость проявляется в большей или меньшей четкости скульптуры.

Сравнение. Пыльцевые зерна *Elaeagnus triangulata* отличаются от *E. erdtmanii* Anan., описанного Е. Н. Анановой (1974) из нижнесарматских отложений Таганрогского п-ова, формой, общими размерами, длиной борозд, толщиной и скульптурой экзины. Описанный нами вид сравнивался с *Porocolpo-pollenites cechovicii* Paclt., установленным Пацлтовой (Pacltova, 1958) из сармат-тортонских отложений Чехословакии, который, без сомнения, принадлежит роду *Elaeagnus*. Он отличается такими признаками, как форма пыльцевых зерен, толщина и скульптура экзины, выраженность внутренних камер ор.

Сравнение ископаемого вида с ныне живущими свидетельствует об определенном сходстве с *Elaeagnus pungens* Thunb., описанным Шимакурой (Shimakura, 1973, с. 34, табл. 61, фиг. 705, 706), хотя от последнего отличается более треугольным очертанием пыльцевых зерен в полярной проекции.

Геологическое распространение. Встречается изредка в сосновских и терновских слоях ламкинской свиты Окско-Донской равнины.

Elaeagnus elaeagnoides (W. Kr.) Tarasevicz comb. nov.

(см. рисунок, *5*, *6*,—вклейка)

Slovakipollis elaeagnoides W. Kr. Krutzsch, 1962, с. 295, табл. IV, *16—23*.

Препарат 246/6, скважина 72, глубина 91 м, Окско-Донская равнина, с. Б. Лозовка, терновские слои ламкинской свиты.

Описание. Пыльцевые зерна трехбороздно-оровые, разнополярные, сплющенные, плоско-выпуклые, в полярном положении треугольные или реже со слабо выпуклыми сторонами, с экваториальным диаметром 32.0—36.4 мкм. Борозды длинные, 24.5—26.3 мкм длиной, щелевидные, с почти параллельными неровными краями. Оры в виде сложной камеры, крупные, диаметр внутренней камеры 8.0—10.1, внешней — 4.2—6.5 мкм, диаметр апокольпиумов 12.0—13.9, ширина мезокольпиумов — 40.0—43.1 мкм, мезокольпиумы на оптическом сечении прямые, реже слабовыпуклые. Экзина трехслойная, 1.8 мкм толщиной, покровная, стерженьковый слой неразличим; скульптура слабо выраженная, мелкобугорчатая. Цвет зерен темно-желтый.

Изменчивость. Пыльцевые зерна более или менее постоянны по своим морфологическим признакам, меняется лишь цвет от темно-желтого до желтого.

Сравнение. Ископаемый вид по своим морфологическим и биометрическим признакам проявляет сходство со *Slovakipollis elaeagnoides* W. Kr., описанным Крутчем (Krutzsch, 1962, табл. IV, фиг. *16—23*) из нижнемиоценовых отложений Германии. *Elaeagnus elaeagnoides* (W. Kr.) Taras. comb. nov. имеет четкие отличительные признаки от описанного выше другого вида *Elaeagnus triangulata* sp. nov., состоящие в толщине и скульптуре экзины, более четкой выраженности и величине внутренних камер ор. Сопоставление описанного вида с *Elaeagnus erdtmanii* Anan., изученным Е. Н. Анановой (1974) из нижнего сармата Таганрогского п-ова позволяет наряду с общими признаками установить их отличия в общих размерах пыльцевых зерен, разной длине борозд и выраженности внутренних камер ор.

Сравнение пыльцы миоценового вида лоха с ныне живущими, известными из литературных источников, а также из коллекции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР показывает большое сходство с *Elaeagnus oldhamii* Maxim., для которого Тсен-Чиен Хуанем (Tseng-Chieng Huang, 1972) приводятся размеры зерен (20—32×35—46 мкм) и микрофотографии (табл. 61, фиг. *13—16*). Судя по микрофотографиям и краткому описанию, ископаемый вид с рецентным сближают форма и величина пыльцевых зерен, длина борозд, довольно четкое выклинивание нэкзинного слоя в области ор, величина ор.

Геологическое распространение. Встречается изредка в терновских слоях ламкинской свиты Окско-Донской равнины и в нижнемиоценовых отложениях Германии.

ЛИТЕРАТУРА

Ананова Е. Н. (1974). Пыльца в неогеновых отложениях юга Русской равнины. — Куприянова Л. А., Л. А. Алешина. (1972). Пыльца и споры растений европейской части СССР, 1. — Якубовская Т. А. (1963). Семейство *Elaeagnaceae* A. L. Jussieu. В кн.: Основы палеонтологии. М. — Erdtman G. (1952). Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. — Krutsch W. (1962). Stratigraphisch bzw. botanisch wichtige neue Sporen- und Pollenformen aus dem deutschen Tertiär. Geologie, 11, 3. — Leins P. (1967). Morphologische Untersuchungen an Elaeagnaceen Pollenkörnern. Grana palynologica, 7, 2—3. — Pacltova B. (1958). Palynologický výzkum terciéru v oblasti Handvolá na Slovensku. Cas. pro min. a geol., 3, 3. — Shimakura M. (1973). Palynomorphs of japanese plants. Special Publ. Osaka Museum of Nat. Hist., 5. — Tseng-Chieng Huang. (1972). Pollen flora of Taiwan. — Wang F. H., N. F. Chein, T. T. Chzang. (1960). Morphology of pollen of chinese plants.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 15 VII 1978.

УДК 633.527.2

Н. Н. Цвелев

О НЕКОТОРЫХ ВИДАХ *KOELERIA* PERS. И ПРОИСХОЖДЕНИИ *KOELERIA GRANDIS* BESS. EX GORSKI (*POACEAE*)

N. N. TSVELEV. ON SOME SPECIES OF *KOELERIA* PERS, AND THE ORIGIN OF *KOELERIA GRANDIS* BESS. EX GORSKI (*POACEAE*)

Среднеевропейский вид тонконога *Koeleria pyramidata* (Lam.) Beauv., указывавшийся в СССР только для Литвы и окрестностей Валдая, найден в окрестностях Пскова у впадения р. Черехи в р. Великую. В этом же месте встречается более широко распро-

страненный в СССР близкий вид *K. grandis* Bess. ex Gorski, отличающийся значительным полиморфизмом. Высказывается предположение, что этот вид возник в результате плейстоцен-голоценовой гибридизации *K. pyramidata* × *K. delavignei* Czern. ex Domin.

Среднеевропейский (распространенный от восточных провинций Франции до Польши и Чехословакии) вид тонконога *Koeleria pyramidata* (Lam.) Beauv. был впервые указан для СССР лишь М. П. Наткевичайте-Иванаускене (1963) близ г. Игналина в Литовской ССР. При просмотре хранящихся в Гербарии Ботанического института АН СССР материалов по роду *Koeleria* Pers. нами был обнаружен еще один экземпляр этого вида, собранный на ж.-д. насыпи между городами Крестцы и Валдай в Новгородской обл. Он был принят нами (Цвелев, 1976, с. 272) за заносный, хотя ближайшие естественные местонахождения *K. pyramidata* располагались довольно далеко от Новгородской обл. — в Литовской ССР, Польше и Чехословакии.

25 VI 1977 *K. pyramidata* неожиданно была найдена нами в довольно хорошо изученных в ботаническом отношении окрестностях Пскова у окраины пос. Череха на правом берегу р. Великая между устьями ее правых притоков — Череха и Многа. Дерновины этого вида росли на песчаном холме с соснами над правым берегом р. Многи в сообществе с целым рядом таких характерных для сухих боров растений, как *Festuca trachyphylla* (Hack.) Krajina, *Koeleria grandis* Bess. ex Gorski, *Agrostis vinealis* Schreb., *Carex ericetorum* Poll., *Pulsatilla pratensis* (L.) Mill., *Dianthus arenarius* L., *Gypsophila fastigiata* L., *Scleranthus perennis* L. и др. Следует отметить и присутствие здесь растений приморских дюн: *Leymus arenarius* (L.) Hochst., *Calamagrostis epigeios* ssp. *meinshausenii* Tzvel. и *Festuca rubra* var. *juncea* Hack. Две очень крупных дерновины *K. pyramidata* (стебли одной из них были до 90 см выс.) были обнаружены нами и у края шоссе, проходящего через холмистый бор у места впадения р. Черехи в р. Великую в 1.5—2 км севернее первого местонахождения. Вероятно, *K. pyramidata* встречается здесь и в естественном состоянии, так как песчаные холмы этого участка не менее богаты редкими видами растений. В частности, можно отметить присутствие в этом месте *Phleum phleoides* (L.) Karst., *Helictotrichon pratense* (L.) Bess., *Koeleria glauca* (Spreng.) DC. и *Arenaria micradenia* P. Smirn.,[1] а прежде здесь встречался и *Poa bulbosa* L. (самое северное естественное местонахождение этого вида). Большое флористическое богатство песчаных холмов в окрестностях Пскова, вероятно, объясняется тем, что эти холмы во время послеледникового климатического оптимума были береговыми дюнами далеко вдававшегося в сушу морского залива, в который впадала р. Великая.

Мы уже отмечали среди сопутствующих *K. pyramidata* растений близкий, но приуроченный к более восточным районам Европы (Польша, Чехословакия, запад европейской части СССР, изолированно на известняках в бассейне Пинеги) вид тонконога *K. grandis* Bess. ex Gorski (=*K. polonica* Domin). Эти два вида практически не различимы по строению метелок и колосков, но хорошо различаются по способу побегообразования. *K. pyramidata* подобно другому боровому виду *K. glauca* образует очень густые дерновины без ползучих подземных побегов, легко отличаясь от *K. glauca* зелеными (а не сизовато-зелеными) листьями и отсутствием луковицеобразных утолщений у основания вегетативных побегов. В этом отношении *K. pyramidata* более сходна с широкораспространенным степным видом *K. cristata* (L.) Pers. (=*K. gracilis* Pers.), но имеет более крупные колоски и коротковолосистые под метелкой стебли.

В отличие от *K. pyramidata* *K. grandis* не образует густых дерновин и имеет ползучие подземные побеги — корневища, значительно варьирующие по длине. У популяций с луговых участков поймы р. Великой они настолько длинные, что вид растет отдельными, удаленными друг от друга побегами, а на песчаных холмах с соснами побеги более короткие

[1] Этот вид впервые приводится нами для северо-запада европейской части СССР.

и часто образуют расползающиеся (коврикообразные) дерновины. Эти особенности не определяются характером почвы, так как луговая, длиннокорневищная форма *K. grandis* растет на более плотно закрепленных почвах, чем боровая. Очень варьирует *K. grandis* и в отношении опушения: боровая форма обычно имеет волосистые влагалища и пластинки нижних листьев, а луговая форма (она была описана как *K. polonica* Domin) часто почти совсем лишена опушения.

Длинные ползучие корневища и отсутствие опушения очень характерны для широкораспространенного в лесостепной, а отчасти и в степной полосе от бассейна Днепра до Минусинских степей лугового вида *K. delavignei* Czern. ex Domin. От *K. grandis* он отличается, кроме отсутствия опушения на побегах, более тонкими стеблями и более мелкими колосками. По Днепру, Волге и Оке *K. delavignei* проникает и в лесную зону, встречаясь главным образом на пойменных лугах более высокого уровня (особенно на слабо солонцеватых). Число хромосом у *K. delavignei* пока неизвестно, но, вероятно, оно не более 28. Для *K. pyramidata* в справочнике «Хромосомные числа цветковых растений» (1969) приводятся два числа: 28 и 84, из которых второе, возможно, определено ошибочно. У *K. grandis* 2n=56. Таким образом, эти данные не противоречат тому, чтобы, исходя из морфологии, географии и экологии рассмотренных видов тонконога, предположить, что *K. grandis* возникла в результате гибридизации *K. pyramidata* × *K. delavignei*. При этом *K. pyramidata* вместе с другими относительно теплолюбивыми, влаголюбивыми и требовательными к почве лесными видами западноевропейского происхождения могла проникнуть на территорию СССР во время послеледникового климатического оптимума. Позднее, во время одного из ксеротермических периодов голоцена на запад и на север продвинулась *K. delavignei* вместе с другими лесостепными и степными видами. В широкой полосе контакта этих видов шла массовая интрогрессивная гибридизация (Бобров, 1972), в результате которой сформировалась *K. grandis*, а популяции *K. pyramidata* оказались почти полностью поглощенными активно наступавшей *K. delavignei*.

В последующие периоды наиболее северные и северо-западные популяции *K. delavignei* были уничтожены в результате нового изменения климатических условий, а *K. grandis*, как это обычно бывает с молодыми гибридогенными видами, отличающимися некоторой деспециализацией (Цвелев, 1975), получила широкое распространение. Однако *K. grandis*, подобно своим предполагаемым родителям предъявляя довольно высокие требования к плодородию почвы, при дальнейшем оподзоливании почвы стала сокращать свой ареал. В настоящее время наиболее северные, изолированные от основного ареала местонахождения этого вида связаны с обнажениями известняков (например, в бассейне Пинеги), способствующих сохранению почвенного плодородия.

Очень широкий диапазон изменчивости *K. grandis*, как и во многих других случаях, мы склонны объяснять гибридным происхождением этого вида, в пределах которого легко могут быть выделены как популяции, наиболее приближающиеся к *K. pyramidata* (образующие дерновины, хотя и очень рыхлые, с вневлагалищными побегами), так и популяции, внешне почти не отличающиеся от *K. delavignei*. Среди злаков, а по-видимому, и в других семействах цветковых растений наиболее полиморфными оказываются относительно молодые (плейстоцен-голоценового происхождения) гибридогенные виды, подобные *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub, *Poa pratensis* L. и др. Вполне вероятно, что повышенная индивидуальная и популяционная изменчивость таких видов вообще, как правило, является результатом перекомбинации генов, полученных от родительских видов, а не результатом воздействия среды обитания, хотя в определенных условиях конкретных местообитаний естественно отбираются наиболее приспособленные к ним формы. Приуроченность наиболее длиннокорневищных популяций *K. grandis* к лугам поймы р. Великой легко может быть объяснена значительно большей интрогрес-

сией генного материала лугового вида *K. delavignei* в генотип *K. grandis* при последующих гибридизациях этого последнего вида с *K. delavignei*. В условиях сухих боров возможности продвижения *K. delavignei* были очень ограниченными и потому здесь обычны популяции *K. grandis*, сохранившие больше признаков *K. pyramidata*, а в некоторых районах (Литва, Псковская обл.) в качестве реликта послеледникового климатического оптимума сохранилась и *K. pyramidata*.

Нами уже отмечалось ранее (см., например, Цвелев, 1976, с. 23), что у злаков длинные ползучие корневища, по-видимому, всегда были не результатом приспособления к обитанию на более рыхлых почвах, как это иногда считают, а результатом компенсации пониженной способности к генеративному размножению в начале формирования гибридогенных видов (у гибридов первых поколений). Появление ползучих корневищ у *K. grandis* можно объяснить не гибридизацией (хотя, видимо, и она имела значение), а доминированием этого признака, взятого у одного из предполагаемых родителей — *K. delavignei*. Длинные же корневища этого последнего вида, вероятно, являются результатом гибридизации каких-то дерновинных предковых видов, одним из которых мог быть более древний, диплоидный (с 2n =14) подвид широко распространенной *K. cristata* — ssp. *mongolica* (Domin) Tzvel.

Интересно, что в роде *Koeleria* имеется еще несколько пар видов, различающихся только жизненной формой: один вид — густодерновинный, другой — с ползучими корневищами. Так, нередкая в горах Даралагезского и Зангезурского хребтов *K. kurdica* Ujhel. (=*K. glaucovirens* Domin) обычно образует густые дерновины, но у Бичбнакского перевала на северо-востоке Нахичеванской АССР нами и С. К. Черепановым была обнаружена популяция особой разновидности этого вида — var. *bitczenachica* Tzvel. с довольно длинными ползучими корневищами. В этом месте обитала только эта разновидность, причем основная ее особенность — присутствие длинных корневищ — никак не была связана с особыми условиями обитания: она росла в тех же самых местообитаниях, что и дерновинная *K. kurdica*. Других корневищных видов *Koeleria* в этом районе нет, и можно предположить, что var. *bitczenachica* возникла в результате гибридизации типичной *K. kurdica* с каким-либо другим, также дерновинным видом тонконога (скорее всего, *K. cristata* s. l.) при значительном доминировании признаков *K. kurdica*. Поскольку эта разновидность вполне стабилизировалась и не имеет каких-либо «переходов» к типичной *K. kurdica*, она заслуживает выделения в самостоятельный вид — *K. bitczenachica* (Tzvel.) Tzvel. comb. nova (=*K. kurdica* var. *bitczenachica* Tzvel. 1976, Злаки СССР, с. 273).

Подобные же пары видов, отличающихся друг от друга только жизненной формой, имеются и в других родах злаков. Так, в роде овсец *Helictotrichon* Bess. к густодерновинному *H. pratense* (L.) Bess. весьма близок явно гибридогенный *H. praeustum* (Reichb.) Tzvel., не образующий дерновин, а И. М. Красноборовым (1977) в последнее время описан корневищный «двойник» густодерновинного *H. desertorum* (Less.) Nevski — *H. sangilense* Krasnob.

ЛИТЕРАТУРА

Бобров Е. Г. (1972). Интрогрессивная гибридизация, формообразование и смены растительного покрова. Бот. ж., 57, 8. — Красноборов И. М. (1977). Новый вид рода *Helictotrichon* Bess. (*Poaceae*) из Тувинской АССР. Бот. ж., 62, 6. — Наткевичайте-Иванаускене М. П. (1963). *Gramineae*. В кн.: Флора Литовской ССР, 2. — Хромосомные числа цветковых растений. (1969). Под ред. Ан. А. Федорова. — Цвелев Н. Н. (1975). О возможности деспециализации путем гибридизации на примере эволюции трибы *Triticeae* Dum. семейства злаков (*Poaceae*). Ж. общ. биол., 36, 1. — Цвелев Н. Н. (1976). Злаки СССР.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 12 I 1979.

УДК 665.347.4 : 582

И. Г. Зоз, В. И. Литвиненко

О РАСЧЛЕНЕНИИ СЕМЕЙСТВА *LAMIACEAE* JUSS. НА ЕСТЕСТВЕННЫЕ ГРУППЫ

I. G. ZOZ, V. I. LITVINENKO. ON THE DIVISION OF THE FAMILY *LAMIACEAE* JUSS. INTO NATURAL GROUPS

На основании химических (розмариновая кислота и иридоидные гликозиды) и морфологических признаков (семядольные листья и зародыши зрелых семян) подтверждаются правильность расчленения сем. *Lamiaceae* Juss. на две естественные группы и новая его система, предложенная Р. Вундерлих.

Построение естественной системы семейства *Lamiaceae* Juss. давно привлекает внимание многих исследователей. Но на одинаковом исходном материале предложенные системы оказываются разными, что объясняется расхождением авторов во взглядах и разной оценкой ими материала. Системы Г. Бентама (Benthm, 1832—1836) и Бентама—Гукера (Bentham, Hooker, 1876) долго пользовались всеобщим признанием. Позже система губоцветных была переработана Брике (Briquet, 1895), изменения которого учел А. Энглер, и Г. Мельхиор (Melchior, 1964); система Брике была принята и во «Флоре СССР» (тт. XX и XXI). Но и этим системам свойственны свои недостатки, вскрытые при обработке губоцветных во «Флоре СССР» и позже в работе Р. Вундерлих (Wunderlich, 1967) «Предложение к природному расчленению *Labiatae* на основании пыльцевых зерен, развития семени и зрелых семян». Итогом ее работы является новая система сем. *Lamiaceae* Juss., разрешающая ряд систематических и таксономических вопросов. Выводы важной и интересной работы Вундерлих авторы данной статьи подтверждают хемотаксономическими и морфологическими данными.

Семейство *Labiatae* включает, согласно Мельхиору (Melchior, 1964), около 200 родов (по Briquet, 1895, — около 160) и резко не отграничено от сем. *Verbenaceae* Jaume. Д. Хатчинсон (Hutchinson, 1926) вначале оба семейства включал в порядок *Labiales*, но позже этот автор повышает сем. *Verbenaceae* в ранге до порядка *Verbenales*, куда включает семейства *Stilbeaceae*, *Ehretiaceae*, *Chloantaceae* и противопоставляет его порядку *Labiales* (Hutchinson, 1959). Вербеноидные подсемейства — *Prostantheroideae*, *Ajugoideae* — Брике (Briquet, 1895) считал возможным включить в сем. *Lamiaceae*.

Расширение числа морфологических признаков и привлечение новых из смежных областей — цитологии, эмбриологии, биохимии — приобретают в систематике все большее значение. Особый интерес имеют признаки, позволяющие получить однозначный ответ (да, нет). В этом отношении убедительным примером является работа Вундерлих, в которой сем. губоцветных по признакам пыльцевых зерен четко делится на две группы. Виды первой группы имеют пыльцевые зерна с двумя ядрами (клетками) и тремя бороздками (2К3Б), виды второй группы — с тремя клетками и шестью бороздками (3К6Б). Ко времени опыления в пыльцевом зерне, кроме вегетативного ядра, имеются генеративная клетка с заостренными концами или после ее деления два спермия, вернее две клетки (Фінн, 1939).

Вундерлих исследовала 959 видов из 140 родов семейства и в зависимости от признаков пыльцевых зерен распределила их в две группы: 2К3Б и 3К6Б. При сравнении таксоны системы Брике оказались в разных группах, что потребовало переноса их из группы в группу, упорядочения и перестройки системы.

Из предшественников Вундерлих, работавших с пыльцевыми зернами, К. Риш (Risch, 1940) исследовал более 80 родов и 700 видов сем. губоцветных. По форме пыльцевых зерен он установил вначале 10, а позже 20 типов (Formtypen), на основании которых разделил семейство на 4 под-

семейства: *Ajugoideae*, *Scutellarioideae*, *Lamioideae*, *Saturejoideae* (Risch, 1956). Лейтнер (Leitner, 1942) нашел, что дву- и трехъядерные пыльцевые зерна имеют систематическое значение, а Г. Эрдтман (Erdtman, 1945, 1952) впервые вскрыл корреляции между числом ядер и бороздок в зрелых пыльцевых зернах и первым предложил разделить семейство на две группы: I — с двумя ядрами и тремя бороздками, II — с тремя ядрами и шестью бороздками. Такие же данные на более ограниченном материале получила И. А. Борзова (1962). Данные Риша и Эрдтмана не были приняты в новых системах. Свои материалы по 70 родам и 114 видам Эрдтман передал Вундерлих, которая на 140 родах (87.5% всех родов по Брике и 70% по Мельхиору) подтвердила, что корреляция между количеством ядер и бороздок в пыльцевых зернах действительно имеет место и систематическое значение обеих групп стоит вне сомнения. Вундерлих считает группу с 2К3Б первичной, а группу с 3К6Б вторичной, т. е. более прогрессивной.

Следуя системе Брике, в группе 2К3Б (табл. 1) из подсем. *Ajugoideae* исключаются род *Rosmarinus* и подсем. *Lavanduloideae* как имеющие 3К6Б пыльцевые зерна. В VI подсем. *Stachyoideae* остаются *Marrubieae*, *Perilomieae*, род *Hypogomphia* (из *Nepeteae*), род *Brazoria* (из *Stachydeae*), *Lamiinae* и часть *Pogostemoneae* (4 рода — *Rostrincula*, *Comathosphacae*, *Dysophylla*, *Celebrockia*). В группе 3К6Б остаются *Nepeteae*, *Stachydeae*, *Prunellinae*, *Glechoneae*, *Salvieae*, *Meriandreae*, *Hormineae*, *Monardeae*, *Lepechiniaceae*, *Perillineae*, *Pogostemoneae* и роды *Elsholtzia*, *Keiskea*, *Tetrandria*.

Получив столь впечатляющие результаты, Вундерлих стала искать другие признаки, подтверждающие палинологические данные. Ее внимание остановилось на развитии семени, стадии которого имеют систематическое значение: развитие зародышевого мешка и гаустория; наличие или отсутствие трихом на внешней стороне интегумента. В сочетании эти признаки позволяют различить три типа развития: первичный тип (гаусторий клеточный, семяпочка развивается равномерно, трихомы отсутствуют) — у *Prostantheroideae* и *Amethystea*; переходный тип (гаусторий одноклеточный с двумя или многими ядрами, семяпочка и зародыш в процессе роста искривляются) — у *Ajuga*, *Teucrium*, *Scutellaria*; производный тип, разделяется на Lamiinae-тип и Saturejeae-тип. У Lamiinae-типа микропилярная часть эндосперма и гаусторий крупнее халазальной части. При росте семяпочка, искривляясь, выпячивается так, что халаза и микропиле оказываются на одном конце семени, трихомы имеются. У Saturejeae-типа микропилярный гаусторий крупный, а эндосперм малый, трихомы отсутствуют.

Виды с первичным, переходным и производным Lamiinae-типом развития семени распространены в группе 2К3Б, а виды с Saturejeae-типом — в группе с 3К6Б пыльцевыми зернами (табл. 2).

Зародыш зрелого семени почти у всех видов губоцветных прямой, только у *Scutellaria* и *Catopheria* он изогнут. В родах *Thymus*, *Mentha*, *Perilla* зародыш имеет придаток. А. Мартин (Martin, 1946) различает три типа зародышей: Spatulatae-тип (зародыш прямой с неширокими семядолями, найден в 11 родах); Bent-тип (зародыш лопатчатый только в роде *Scutellaria*, изогнут в форме складного ножа); Investing-тип (зародыш прямой с толстыми семядолями, обхватывающими полностью или наполовину гипокотиль — найден в 16 родах). Особенно неожиданным оказалось полное совпадение типов зародыша семян с типами пыльцевых зерен: Spatulatae-тип найден у видов с 2К3Б, а Investing-тип — у видов с 3К6Б пыльцевыми зернами (табл. 2).

Приведенные признаки пыльцевых зерен, типов развития семени и типов зародышей зрелых семян в системе Вундерлих коррелируют не только на уровне видов и родов, но и на уровне таксонов более высокого ранга, что отчетливо выступает при сравнении этой системы с системами Бентама и Гукера, Брике и Мельхиора (табл. 1).

Система Вундерлих включает предложения Риша, Эрдтмана и наи-

ТАБЛИЦА 1

Системы семейства *Lamiaceae* Juss.

G. Bentham, J. Hooker, 1876	R. Wunderlich, 1967	J. Briquet, 1895	H. Melchior, 1964
I. *Ocimoideae* 1. *Euocimeae* incl. *Catopheria* 2. *Lavanduleae* **II.** *Satureineae* 1. *Pogostemoneae* 2. *Menthoideae* 3. *Melisseae* incl. *Glechon* 4. *Lepechineae* incl. *Horminum* **III.** *Monardeae* incl. *Meriandra* *Salvia* *Rosmarinus* **IV.** *Nepeteae* **V.** *Stachydeae* 1. *Scutellarieae* incl. *Perilomia* *Prunella* *Cleonia* *Brasoria* 2. *Melitteae* 3. *Marrubieae* 4. *Balloteae* incl. *Anisomeles* **VI.** *Prasieae* **VII.** *Prostanthereae* **VIII.** *Ajugoideae*	**I.** *Prostantheroideae* 1. *Anisomeles* 2. *Pogostemon* **II.** *Ajugoideae* excl. *Amethystea* **III.** *Scutellarioideae* incl. *Perilomia*? **IV.** *Stachyoideae* 1. *Prasieae* 2. *Marrubieae* 3. *Hypogomphia*? 4. *Stachydeae* A. *Melittinae* incl. *Brasoria*? B. *Lamiinae* excl. *Anisomeles* 5. «*Pogostemoneae*» *Rostrincula*? *Comanthosphace* *Dysophylla*? *Colebrookia*? **V.** *Saturejoideae* a) 1. *Nepeteae* 2. *Prunelleae* *Prunella* *Cleonia* 3. *Glechoneae* 4. *Saturejeae* A. *Melissinae* B. *Hyssopinae* C. *Thyminae* D. *Menthinae* E. *Perillinae* b) 5. *Rosmarineae* 6. *Lavanduleae* 7. *Hormineae* 8. *Monardeae* 9. *Salvieae* 10. *Meriandreae* 11. *Lepechinieae* 12. *Elsholtzieae* *Elsholtzia* *Tetradenia* *Keiskea* c) 13. *Ocimeae* (*Ocimoideae*) *Hyptidinae* *Plectranthidinae* incl. *Geniosporum* *Moschosminae* excl. *Geniosporum* **VI.** *Catopherioideae*	**I.** *Ajugoideae* 1. *Ajugeae* 2. *Rosmarineae* **II.** *Prostantheroideae* **III.** *Prasioideae* **IV.** *Scutellarioideae* **V.** *Lavanduloideae* **VI.** *Stachyoideae* 1. *Marrubieae* 2. *Perilomieae* 3. *Nepeteae* 4. *Stachydeae* A. *Prunellinae* *Prunella* *Cleonia* *Brazoria* B. *Melittinae* C. *Lamiinae* incl. *Anisomeles* 5. *Glechoneae* 6. *Salvieae* 7. *Meriandreae* 8. *Monardeae* 9. *Hormineae* 10. *Lepechinieae* 11. *Saturejeae* A. *Melissinae* B. *Hyssopinae* C. *Thyminae* D. *Menthinae* E. *Perillinae* 12. *Pogostemoneae* **VII.** *Ocimoideae* A. *Hyptidinae* B. *Plectranthinae* C. *Moschosminae* **VIII.** *Catopherioideae*	**I.** *Prostantheroideae* **II.** *Ajugoideae* **III.** *Rosmarinoideae* **IV.** *Ocimoideae* A. *Hyptidinae* B. *Ociminae* (*Moschosminae*) C. *Plectranthinae* **V.** *Catophererioideae* **VI.** *Lavanduloideae* **VII.** *Prasioideae* **VIII.** *Stachyoideae* 1. *Pogostemoneae* 2. *Saturejeae* A. *Perillinae* B. *Menthinae* C. *Hyssopinae* D. *Thyminae* E. *Saturejinae* (*Melissinae*) 3. *Lepechinieae* 4. *Hormineae* 5. *Perilomieae* 6. *Marrubieae* 7. *Nepeteae* 8. *Stachydeae* A. *Malittinae* B. *Lamiinae* C. *Prunellinae* 9. *Glechoneae* 10. *Meriandreae* 11. *Monardeae* 12. *Salvieae* **IX.** *Scutellarioideae*

более полно согласуется с системой Бентама и Гукера (Bentham, Hooker, 1876). К трибам I—IV в системе этих авторов относятся таксоны с 3К6Б, а к трибам V—VIII — таксоны с 2К3Б пыльцевыми зернами (табл. 1). Система Бентама и Гукера построена от примитивных форм, размещенных в нижней половине системы, к более совершенным — в верхней.

Менее близка система Вундерлих к системе Брике. По мнению Вундерлих, признание первичности подсем. *Prostantheroideae*, *Ajugoideae*, *Scutellarioideae* как переходной группы, а также помещение *Saturejeae*, *Ocimoideae* в конце системы надо признать правильным. Остальные перегруппировки, произведенные Брике в системе Бентама и Гукера, не согласуются с данными по пыльцевым зернам во многих группах: включение рода *Rosmarinus* в *Ajugoideae*, повышение рода *Lavandula* в ранг подсемейства и размещение их среди первичных групп с 2К3Б пыльцевыми зернами.

В системе Мельхпора размещение *Prostantheroideae* перед *Ajugoideae* и выделение рода *Rosmarinus* без повышения в ранге мы считали верным. Остальные разделы его системы находятся в противоречии с данными, полученными на основании пыльцевых зерен, развития семени и строения зародыша зрелых семян.

Расчленение сем. *Lamiaceae* на две естественные группы соответствует разделению на два таксона в ранге подсемейств, которые, кроме приведенных бесспорных данных, требуют таксономического оформления.

Значительный интерес для системы Вундерлих представляют химические и хемотаксономические исследования в сем. губоцветных, проведенные с такими группами, как флавоноиды, производные оксикоричных кислот, иридоиды и др.

В работах В. И. Литвиненко отражены результаты исследований более 300 видов из 55 родов губоцветных (Литвиненко, 1973). Детально исследованы виды родов *Ajuga*, *Teucrium*, *Rosmarinus* (Litvinenko et al., 1970); *Thymus* (Литвиненко, Зоз, 1969; Симонян и др., 1973); *Galeopsis*, *Sideritis* (Гриценко и др., 1970; Литвиненко и др., 1973), *Scutellaria* (Деникеева, Литвиненко, 1970; Попова и др., 1973; Попова, Литвиненко, Гордиенко, Пакали, 1976; Попова, Литвиненко, Пакали, 1976; Попова, Пакали и др., 1976; Попова, Пакали, Литвиненко, 1977; Попова, Пакали, Литвиненко, Зоз, 1977; Пакали и др., 1976) и *Lamium* (Литвиненко и др., 1976).

Из исследованных растений выделено и идентифицировано более 50 флавоноидных агликонов и около 100 флавоноидных гликозидов. Кроме того, изучены производные оксикоричных кислот (Litvinenko et al., 1975), иридоидные гликозиды (Попова, Литвиненко, 1972; Kooiman, 1972).

Для анализа обычно использовались листья растений в фазе цветения, реже — цветки и корни (*Scutellaria*, *Galeopsis*, *Lamium*, *Phlomis*). Методы обнаружения и идентификации соединений описаны в приведенных работах Литвиненко, Поповой и других авторов.

Для большинства родов губоцветных характерны флавоновые О-гликозиды, и в частности гликозиды апигенина и лютеолина. Роды *Scutellaria*, *Salvia*, *Thymus*, *Galeopsis*, *Stachys*, *Sideritis* и другие характеризуются содержанием производных скутелляреина и изоскутелляреина. Среди них *Scutellaria* отличается содержанием В-незамещенных флавонов, таких как хризин и байкалеин.

Группа родов от *Lamium* до *Molucella* (табл. 2) характеризуется содержанием флавонольных производных, которые в других родах крайне редки (Литвиненко, 1973).

По результатам химических исследований важно отметить, что растения группы 2К3Б, как правило, содержат иридоидные гликозиды и не содержат розмариновой кислоты, тогда как в группе 3К6Б найдена розмариновая кислота и не обнаружены иридоидные гликозиды (табл. 2).

Характерной чертой для растений второй группы может быть и довольно большое распространение флавононовых соединений, выделенных и идентифицированных из *Acinos*, *Dracocephalum*, *Mentha*, *Thymus*, *Melissa* и др. (Литвиненко, 1973).

ТАБЛИЦА 2

Роды сем. *Lamiaceae* Juss. «Флоры СССР» в системе Вундерлих (1967)

Подсемейство и род	Тип пыльцевых зерен	Тип развития семени	Тип зародыша семени	Эндосперм	Тип пластинки семядольного листа всходов	Розмариновая кислота	Флавоны	Флавонолы	Иридоидные гликозиды
I. *Prostantheroideae*	2К3Б	Первичный и переходный		+					
II. *Ajugoideae*									
Ajuga				+		—	+	—	+
Teucrium				+		—	+	—	+
Amethystea				—		—	+	—	+
III. *Scutellarioideae*			Bent-тип Spatulatae						
Scutellaria				+		—	+	+	+
IV. *Stachyoideae*		Lamiinae							
Marrubieae									
Marrubium				+		—	+	—	+
Thuspeinantha						·	·	·	·
Lagopsis						—	+	—	+
Sideritis				+		—	+	—	+
Hypogomphia						·	·	·	·
Stachydeae					Длина пластинки листа больше ширины				
Melittinae						—	+	—	+
Melittis									
Lamiinae									
Pseudoeremostachys						·	·	·	·
Neustruevia						·	·	·	·
Eremostachys						—	+	—	+
Phlomis						—	+	—	+
Stachyopsis						·	·	·	·
Galeopsis						—	+	—	+
Lamium						—	+	+	+
Galeobdolon						—	—	+	+
Erianthera						·	·	·	+
Wiedemannia						—	+	+	+
Chaiturus						—	—	+	+
Leonurus				+		—	+	+	+
Panzeria						—	+	+	+
Lagochilus						—	—	+	+
Molucella				+		—	+	+	+
Otostegia						·	·	·	·
Ballota				+		—	+	—	+
Metastachys						·	·	·	+
Stachys				+		—	+	—	+
Betonica				+		—	+	—	+
Phlomidoschema						·	·	·	·
Chamaesphacos						·	·	·	·
Pogostemoneae									
Dysophylla						·	·	·	·
V. *Saturejoideae*	3К6Б	Saturejeae	Investing						
а)									
Nepetaeae				—		+	+	—	—
Agastache				—		+	+	—	—
Lophanthus						+	+	—	—
Meehania						+	+	—	—
Schizonepeta				—		—	+	—	—
Nepeta						+	+	—	—
Glechoma				—		+	+	—	—
Dracocephalum						+	+	—	—
Kudrjaschevia				—		+	+	—	—
Lallemantia				—		+	+	—	—
Hymenocrater									
Prunelleae						+	+	+	—
Prunella									
Saturejeae									
Melissinae				—		+	+	—	—
Ziziphora				—		+	+	—	—
Melissa				—	Ширина пластинки листа больше длины	+	+	—	—
Satureia						+	+	—	—
Calamintha						+	+	—	—
Clinopodium						+	+	—	—
Acinos									

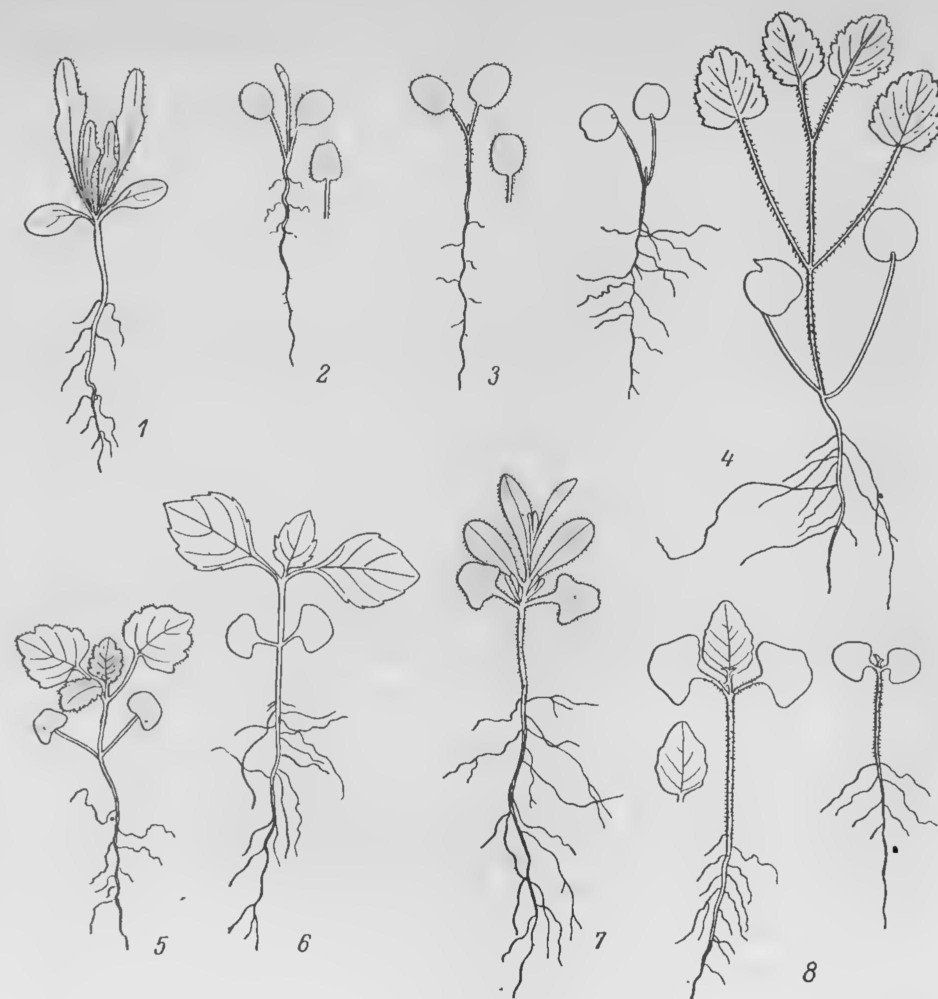
Подсемейство и род	Тип пыльцевых зерен	Тип развития семени	Тип зародыша семени	Эндосперм	Тип пластинки семядольного листа всходов	Розмариновая кислота	Флавоны	Флавонолы	Иридоидные гликозиды
Micromeria						+	+	—	—
Amaracus				—		·	·	·	·
Hyssopinae									
Hyssopus				—		+	+	—	—
Thyminae									
Majorana				—		+	+	—	—
Origanum				—		+	+	—	—
Thymus				—		+	+	—	—
Menthinae									
Lycopus				—		+	+	—	—
Mentha						+	+	—	—
Gontscharovia						·	·	·	·
Perillinae									
Perilla				—		+	+	—	—
Orthodon						·	·	·	·
b)									
Rosmarineae									
Rosmarinus						+	+	—	—
Lavanduleae									
Lavandula				—		+	+	—	—
Salvieae									
Salvia				—		+	+	—	—
Schraderia						+	+	—	—
Meriandreae									
Perovskia						+	+	—	—
Elsholtzieae									
Elsholtzia				—		+	+	—	—
c)									
Ocimeae (*Ocimoideae*)									
Ocimum				—		+	+	—	—
Plectranthinae									
Plectranthus				—		+	+	—	—

Примечание. + вещества обнаружены, — вещества не обнаружены, · на эти группы веществ виды не исследовались.

Г. В. Новицкая, В. И. Мальцева (1967), Новицкая, В. И. Криштопа (1971) при изучении состава жирных кислот масел семян 63 видов из 32 родов сем. губоцветных выявили отношение суммы ненасыщенных кислот (линолевой и линоленовой) к общей сумме жирных кислот. При этом оказалось, что для родов первой группы в системе Вундерлих характерно низкое содержание ненасыщенных кислот (до 10%), а для второй — высокое (более 50%). Авторы признают наличие двух типов пыльцевых зерен, а также принимают, что 2К3Б тип пыльцы является примитивным, а 3К6Б прогрессивным, как отмечала Л. А. Куприянова (1953).

А. Эль-Газзар, Л. Уотсон (El-Gazzar, Watson, 1968, 1970) подтвердили систему Вундерлих и дополнили ее новыми связями. Они просмотрели пыльцевые зерна и устьица на абаксиальных пластинках листовой эпидермы и пришли к выводу, что признаки пыльцевых зерен отражают филогенетические отношения в семействе. Корреляция по типам устьиц не является абсолютной: виды с трикольпатной пыльцой имеют аномо- и анизоцитные устьица или смесь этих типов, а виды с шестикольпатной пыльцой — преимущественно диацитные устьица.

Исследование перициклических волокон в стеблях 348 видов губоцветных также в общем подтверждает деление семейства на две группы. Кроме того, авторы отмечают, что виды с шестью бороздками экономически более значимы, поскольку они богаты эфирными маслами. Но в этом же случае виды более восприимчивы к поражению ржавчиной



Всходы видов сем. *Lamiaceae* Juss.

С двухклеточными, трехбороздковыми пыльцевыми зернами (2К3Б): *1* — *Ajuga chia* Schreb. (по И. Т. Васильченко), *2* — *Scutellaria baicalensis* Georgi, *3* — *Panzeria lanata* (L.) Bunge, *4* — *Lamium album* L.; с трехклеточными, шестибороздковыми пыльцевыми зернами (3К6Б): *5* — *Melissa officinalis* L., *6* — *Rosmarinus officinalis* L., *7* — *Lavandula vera* DC., *8* — *Ocimum gratissimum* L.

Puccinia graminis Pers., а виды с тремя бороздками бедны маслами и ржавчиной не поражаются.

Закономерность использования так называемых «вторичных» химических соединений в качестве таксономических признаков может быть обоснована рядом фундаментальных исследований (Hegnauer, 1966, 1971; Федоров, Пименов, 1967; Harborne, 1974). В. А. Ефимова (1972) предложила новую систему сем. губоцветных, построенную на анализе морфологического строя родов, подтриб и триб системы Брике с применением коэффициента общности. Она поставила задачу отразить филогенетические отношения как внутри таксонов, так и между ними. Свою систему она считает предварительной, что, по-видимому, правильно, принимая во внимание новую систему Вундерлих.

Несколько неожиданным и показательным признаком, подтверждающим деление семейства на две естественные группы, явились признаки семядолей всходов сем. губоцветных. Среди многочисленных особенностей, которыми различаются семядоли (форма, цвет, опушение — простое или железистое, характер и размер черешка, форма основания и краев пластинки листа и т. д.), имеется пара сопряженных признаков — длина и ширина пластинки семядольного листа, по которым всходы губоцветных разделяются на две группы: а) длина пластинки превышает ее ширину или реже равна ей и б) длина пластинки меньше ее ширины.

Наличие двух типов семядольных листьев у всходов губоцветных иллюстрируется рисунками, содержащимися в литературных источниках (Korsmo, 1930; «Сорные растения СССР», 1935; Васильченко, 1938, 1965; Фисюнов, 1976), а также рисунками И. Г. Зоза (см. рисунок). На 30 родах сем. губоцветных «Флоры СССР» (1954, т. XX и XXI) подтверждены намеченные типы. Оказалось, что семядольные пластинки группы «а» присущи видам с 2КЗБ, а группы «б» — видам с 3К6Б пыльцевыми зернами. Типы семядольных листьев являются убедительным и сравнительно доступным признаком, подтверждающим наличие двух природных групп в сем. губоцветных (табл. 2).

Интересно отметить, что два типа семядолей можно наблюдать даже у зародышей зрелых семян. Как уже отмечалось, Мартин (Martin, 1946) различает у губоцветных три типа зародышей. Оказалось, что Spatulate-тип зародыша с узкими лопатчатыми семядолями соответствует группе «а»; Investing-тип с семядолями, охватывающими полностью или наполовину гипокотиль, — группе «б». Таким образом, семядоли семян и семядольные листья всходов убедительно подтверждают наличие двух природных групп в сем. губоцветных.

В табл. 2 представлен перечень родов «Флоры СССР» сем. губоцветных в системе Вундерлих и их основные признаки: типы пыльцевых зерен; типы развития семени — первичный, переходный (Lamiinae, Saturejeae); типы зародышей зрелых семян (Bent, Spatulatae, Investing); типы пластинки семядольных листьев всходов; наличие эндосперма; анализ химических соединений — розмариновой кислоты, флавонов, флавонолов и иридоидных гликозидов. Химические данные являются важным дополнительным признаком, подтверждающим правильность деления сем. губоцветных на две группы.

Из всего вышеизложенного можно сделать следующие выводы.

Семейство губоцветных флоры СССР авторы представили в новой системе с сохранением признаков, разделяющих семейство на две естественные группы: первая 2КЗБ и вторая — 3К6Б (табл. 2). Сравнительный анализ признаков подтверждает искусственность расположения таксонов в системах Брике и Мельхиора и правильность перестройки системы семейства, предпринятую Вундерлих па основе двух естественных групп.

Авторы статьи приводят химические и морфологические признаки, подтверждающие разделение семейства на две естественные группы. Из исследованных химических веществ (содержание и распределение флавоноидов, оксикоричных кислот и иридоидов) розмариновая кислота четко маркирует таксоны второй группы и отсутствует в первой, а иридоидные гликозиды маркируют таксоны первой группы и отсутствуют во второй. Замечено наличие связи между химическими веществами таксонов и их систематическим положением в системе.

Из морфологических признаков семядольные листья и зародыши зрелых семян также подтверждают разделение семейства на две группы. Длина пластинки больше ее ширины — характерный признак для таксонов первой группы; длина меньше ширины — для таксонов второй группы.

По-видимому, в пределах естественных групп могут быть выделены меньшие группы более тесного родства по морфологическим, химическим, анатомическим и другим признакам.

ЛИТЕРАТУРА

Борзова И. А. (1962). Отдельные замечания по системе губоцветных на основе данных палинологии. В кн.: К первой международной палинологической конференции. Докл. сов. авторов. М. — Васильченко И. Т. (1938). О значении морфологии прорастания для филогенетической систематики цветковых растений. (Предварительное сообщение). Сов. бот., 3. — Васильченко И. Т. (1965). Определитель всходов сорных растений. — Гриценко О. М., В. І. Литвиненко, Т. В. Зинченко, І. Г. Зоз. (1970). Хемотаксономічне вивчення роду Жабрій (*Galeopsis* L.) родини губоцвітних. Укр. бот. ж., 27, 2. — Деникеева М. Ф., В. И. Литвиненко. (1970). Флавоноиды шлемников. Тез. II симп. по фенольным соединениям, Алма-Ата. — Ефимова В. А. (1972). Новая система семейства губоцветных. Зап. Центр. Кавказ. отд. ВБО, в. 3. — Куприянова Л. А. (1953).

Морфология пыльцы однодольных растений. Автореф. канд. дис. — Литвиненко В. І. (1973). Деякі питання хімії і хемотаксономії родини губоцвітних. В кн.: Рослинні ресурси України, їх вивчення та раціональне використування. Київ. — Литвиненко В. И., Е. Н. Гриценко, И. М. Фефер. (1973). Скутелляреиновые производные в семействе губоцветных. В кн.: Фенольные соединения и их физиологические свойства. Алма-Ата. — Литвиненко В. И., И. Г. Зоз. (1969). Хемотаксономическое изучение видов рода *Thymus* L. Украины. Раст. ресурсы, 5, 4. — (Литвиненко В. И., И. Г. Зоз, В. С. Соколов). Litvinenko V. I., I. G. Zoz, V. S. Sokolov. (1970). Chematoxonomische Untersuchungen zur Unterfamilie *Ajugoideae* Benth. der *Lamiaceae* Lindley. Planta medica, 18, 3, 243. — Литвиненко М. М., Д. А. Пакали, И. Г. Зоз, В. И. Литвиненко. (1976). Фенольные соединения Яснотки. Тез. III Всес. симп. по фенольным соединениям. Тбилиси. — (Литвиненко В. И., Т. П. Попова, А. В. Симонян, И. Г. Зоз, В. С. Соколов). Litvinenko V. I., T. P. Popova, A. V. Simonjan, I. G. Zoz, V. S. Sokolov. (1975). «Gerbstoffe» und Oxyzimsäureabkömmlinge in Labiaten. «Tannins» and Derivatives of Hydroxycinnamic Acid in *Labiatae*. Planta medica, 27, 4. — Новицкая Г. В., В. И. Криштопа. (1971). Изучение состава жирных кислот масел некоторых видов сем. губоцветных в связи с их систематическим положением. Раст. ресурсы, 7, 1. — Новицкая Г. В., В. И. Мальцева. (1967). Жирнокислотный состав масел семян некоторых видов сем. *Labiatae* в связи с их систематическим положением. Раст. ресурсы, 3, 3. — Пакали Д. А., Т. П. Попова, В. И. Литвиненко. (1976). Хемосистематика кавказских видов секции *Lupulinaria* A. Hamilt. рода *Scutellaria* L. Тез. III Всес. симп. по фенольным соединениям. Тбилиси. — Попова Т. П., В. И. Литвиненко. (1972). Иридоиды в растениях семейства губоцветных. В кн.: Современные проблемы фармацевтической науки и практики. Киев. — Попова Т. П., В. И. Литвиненко, В. Г. Гордиенко, Д. А. Пакали. (1976). Хризин и его производные в растениях рода *Scutellaria* L. Хим. природ. соед. 6, 730—735. — Попова Т. П., В. И. Литвиненко, И. П. Ковалев. (1973). Флавоны корней *Scutellaria baicalensis* Georgi. Хим. природ. соед., 6, 729—733. — Попова Т. П., Литвиненко В. И., Д. А. Пакали. (1976). К химии фенольных соединений кавказских видов шлемника. Тез. III Всес. симп. по фенольным соединениям. Тбилиси. — Попова Т. П., Д. А. Пакали, В. І. Литвиненко. (1977). Хемотаксономія кримсько-кавказьких видів роду *Scutellaria* секції *Lupulinaria* A. Hamilt. В кн.: VI з'їзд Українського ботанічного товариства. Київ. — Попова Т. П., Д. А. Пакали, В. И. Литвиневко, И. Г. Зоз. (1977). Химия и систематика видов секции *Galericularia* A. Hamilt. рода *Scutellaria* L. В кн.: Современные аспекты исследований в области формации. Рига. — Попова Т. П., Д. А. Пакали, Н. А. Черных, И. Г. Зоз, В. И. Литвиненко. (1976). Внутривидовая изменчивость фенольных соединений шлемника обыкновенного. Раст. ресурсы, 12, 2. — Симонян А. В., А. Л. Шинкаренко, В. И. Литвиненко. (1973). Флавоновые гликозиты некоторых видов тимьяна, произрастающих на Кавказе. Раст. ресурсы, 9, 3. — Сорные растения СССР. (1935). IV, 25. — Федоров А. А., М. Г. Пименов. (1967). Хемосистематика, ее проблемы и практическое значение. Раст. ресурсы, 3, 1. — Фінн В. В. (1939). До історії розвитку чоловічого гаметафіта у *Labiatae*. Журн. Інст. бот. АН УРСР, 20 (28). — Фисюнов А. В. (1976). Определитель всходов сорных растений. — Bentham G. (1832—1836). Labiatarum genera et species. — Bentham G., J. D. Hooker. (1876). Genera plantarum. 11 2. — Briquet J. (1895). *Labiatae*. In: Engler A., K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien, IV, 3a. — El-Gazzar A., L. Watson. (1968). *Labiatae*: Taxonomy and susceptibility to *Puccinia menthae* Pers. New Phytologist, 67, 739. — El-Gazzar A., L. Watson. (1970). Some economic implications of taxonomy of *Labiatae*. Essential oils and rusts. New Phytologist, 69, 487. — Erdtman G. (1945). Pollen morphology and plant taxonomy. IV. *Labiatae*, *Verbenaceae* and *Avicenniaceae*. Svensk. bot. Tidskr., 39, 279. — Erdtman G. (1952). Pollen morphology and taxonomy. Angiosperms. Chronica botanica. — Harborne J. B. (1974). Flavonoids as systematic markers in the Angiosperms. Nobel. Symposium, 25, 103. — Hegnauer R. (1966). Chemotaxonomie der Pflanzen, 289. — Hegnauer R. (1971). Pflanzenstoffe und Pflanzensystematik. Naturwis., 58, 12, 585. — Hutchinson J. (1926). The families of flowering plants. I. Dicotyledons. I ed. — Hutchinson J. (1959). The families of flowering plants. I. Dicotyledons. II ed. — Kooiman P. (1972). The occurrens of iridoids in the *Labiatae*. Acta bot. Neerl., 21, 4. — Korsmo E. (1930). Unkräuter im Ackerbau der Neuzeit. — Leitner J. (1942). Ein Betrag zur Kenntnis der Pollenkörner der *Labiatae*. Österr. bot. Z., 91, 29. — Martin A. C. (1946). The comparative internal morphology of seeds. Amer. Midland. nature, 36, 513. — Melchior H. (1964). *Labiatae*. In: A. Englers. Syllabus der Pflanzenfamilien, II, 438. — Risch C. (1940). Pollenkörner der in deutschland vorkommenden Labiaten. Verh. der Bot. Ver. Priv. Brandenburg, 80, 21, 36. — Risch C. (1956). Die Pollenkörner der *Labiatae*. Willdenowia, 1, 617. — Wunderlich R. (1967). Ein Vorschlag zu einer natürlichen Gliederung der Labiaten auf Grund Pollenkörner, Samenentwicklung und der reifen Samens. Österr. bot. Z., 114, 4—5.

Харьковский
химико-фармацевтический институт.

Получено 8 IV 1977.

УДК 582.876

Г. М. Левин, Е. А. Соколова

МАТЕРИАЛЫ К ИЗУЧЕНИЮ *PUNICA PROTOPUNICA* BALF. — F. (*PUNICACEAE*)

G. M. LEVIN, E. A. SOKOLOVA. MATERIALS TO THE STUDY OF *PUNICA PROTOPUNICA* BALF. — F. (*PUNICACEAE*)

Изучены морфологические особенности и анатомическое строение *P. protopunica*. Делается вывод о систематическом и экологическом значении признаков, проводится их сопоставление с *P. granatum* L., обсуждается филогенетическое отношение между видами.

Эндемичный вид *P. protopunica* является одним из двух ныне существующих видов олиготипного семейства *Punicaceae*. Этот вид найден на о. Сокотра в 1880 г. Дж. Бальфуром (Balfour, 1888). В 1881 г. его гербаризировал Г. Швейнфурт, в 1897 г. — Ч. Бентам, в 1967 г. — сотрудник ботанического сада Кью А. Радклиф-Смит.

Район распространения *P. protopunica* — о. Сокотра (у северо-восточной оконечности Африки) — весьма примечателен. Для него характерна очень древняя мегатермная флора, обильная эндемичными видами и сохранившаяся со времен Тетиса. Сообщения о *P. protopunica* в литературе очень кратки и немногочисленны (Balfour, 1888; Niedenzu, 1898; Вульф, 1944; Камелин, 1973) и касаются морфологических особенностей. В отечественной литературе имеется лишь одна статья, посвященная анатомии *P. protopunica* (Шилкина, 1973), в иностранной, насколько нам известно, таких публикаций нет.

Задачей данной работы являлось изучение морфологических и анатомических признаков *P. protopunica* с целью выявления их отличий от *P. granatum* L.

Материалы и методика

Для морфологического исследования были использованы образцы *P. protopunica* из Гербария БИН АН СССР и ботанического сада Кью (Англия). Фиксированный материал для анатомического исследования — однолетние побеги и листья — был получен из ботанического сада Кью. Для сравнения были собраны образцы *P. granatum* Казаке-Анор на Туркменской опытной станции ВНИИР (Кара-Кала) в июле 1977 г. Окончившие рост побеги из средней части кроны фиксировались в 70° спирте. Препараты изготовлялись по обычной анатомической методике. Поперечные срезы листа брались из средней части пластинки, черешка — ближе к его верхней части, побега — из зоны узла и междоузлия. Зарисовка эпидермы и поперечных срезов листа производилась при увеличении 7×40, черешка — 7×8 с помощью рисовального аппарата РА-4.

Результаты

P. protopunica встречается на высоте 250—610 м над ур. м. Его обычные местообитания — плато, северные известняковые и каменистые склоны, среди зарослей кустов *Croton* sp. Известно несколько пунктов произрастания этого вида на о. Сокотра — Вади Зирик (Wadi Zirik), Джебель Ругхид (Jebel Rughid) (12°37′ с. ш., 53°58′ в. д.), плато Хаммадеро (Hammaderoh plateau) (12°35′ с. ш., 54°17′ в. д.) и Квалансия (Quallansiya) (12°40′ с. ш., 53°29′ в. д.).

Как сообщил в письме к одному из авторов А. Радклиф-Смит, данный вид является очень редким — в течение экспедиции 1967 г. на большой территории было найдено всего 4 старых дерева. В природных условиях возобновление не наблюдалось, в ботаническом саду Кью *P. protopunica*

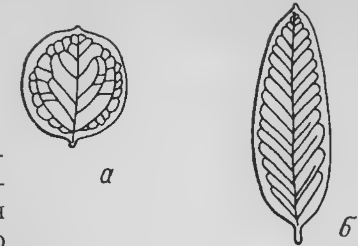


Рис. 1. Лист в натуральную величину.
а — *P. protopunica*, *б* — *P. granatum*.

не плодоносит и там его размножают черенками. Имеются указания на трудность укоренения его черенков, для чего приходится прибегать к прививке (Swingle, по Н. П. Кренке, 1966).

P. protopunica представляет собой вечнозеленое деревцо высотой 2.4—4.5 м с несколько раскидистой кроной. Кора 3—4-летних ветвей более темная, чем у *P. granatum*. Листья отличаются округлой или эллиптической формой (рис. 1, *а*), имеют большей частью остроконечие на верхушке или слегка притуплены. Черешок листа достигает 5—6 мм длины.

Наблюдается определенная изменчивость по размерам листьев в зависимости от типов побега. На ауксибластах длина листа варьирует от 17 до 52 мм, достигая в среднем 35 мм, ширина — от 15 до 49, средняя — 33 мм. На брахибластах средняя длина листа — 31, амплитуда — 8—81 мм, средняя ширина — 20, амплитуда — 5—49 мм. Имеются определенные различия по размерам листьев также и у отдельных особей. У молодых растений листья более мелкие. Анастомозы между жилками первого порядка образуются дальше от края листа, жилки средневыступающие над нижней поверхностью листа.

Цветки *P. protopunica* несколько меньших размеров, чем у *P. granatum*, и имеют цветоножки длиной 3—16 мм, тогда как у *P. granatum* цветки почти сидячие. Для обоих видов характерна андромоноэция благодаря наличию на одном и том же растении обоеполых цветков с длинными столбиками и функционально мужских цветков с короткими столбиками. Длина околоцветника обоеполых цветков *P. protopunica* 21—26, функционально мужских — 15—20 мм. Чашелистиков и лепестков 4—6, лепестки ярко-алой окраски. Столбик в обоеполых цветках превышает уровень отгиба лепестков и чашелистиков на 5—7 мм, тогда как у *P. granatum* столбик находится ниже этого уровня. Рыльце глубоковыямчатое. Стилоподий, характерный для *P. granatum*, у *P. protopunica* отсутствует. Тычинки располагаются в 3—4 круга (у *P. granatum* — в 5—6 кругов). Завязь трехгнездная, сросшаяся с цветоложем до половины, вначале плацентация центрально-уголковая, позднее семяпочки смещаются на внутреннюю поверхность плодолистиков.

P. protopunica цветет в апреле—мае (на основании этикеток гербарных образцов). Возможно, что в муссонном климате Сокотры наблюдаются несколько периодов цветения, как это имеет место у ряда культиваров *P. granatum* в Индии (Nath, Randhawa, 1959). Плоды *P. protopunica* небольшой величины. Имевшийся у нас карпологический образец из Кью имел следующие размеры: длина — 45, диаметр — 50, длина чашечки — 17 мм внизу и 13 мм — вверху. Чашелистиков 6, сомкнутых; околоплодник буро-красной окраски; саркотеста семян слабо развитая. А. Радклиф-Смит сообщил, что жители Сокотры находят плоды *P. protopunica* весьма приятными, но он считает их чрезвычайно невкусными, деревянистыми и горькими.

Анатомические особенности *P. protopunica*

Мезофилл листа состоит из 5 слоев. Столбчатая ткань однослойная, высота клеток столбчатой ткани 24—44 мк, что составляет около 34% от высоты мезофилла листа. Губчатая ткань 4-слойная, высота ее 96—132 мк, имеются межклетники. Между столбчатой и губчатой тканями располагаются идиобласты с одиночными кристаллами. Устьица имеются только на нижней поверхности, довольно крупные, несколько выступающие над поверхностью листа (рис. 2, *а*).

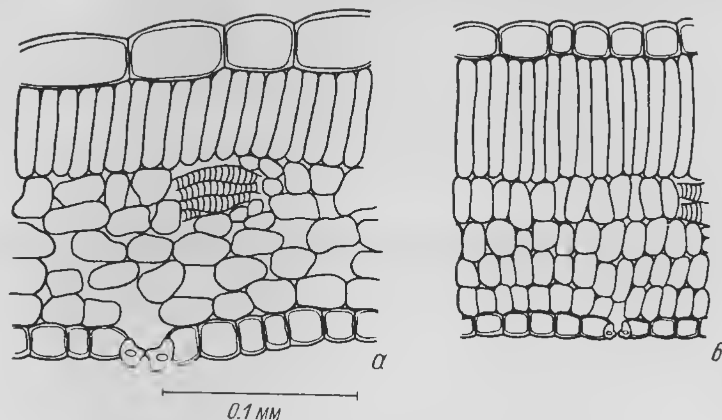


Рис. 2. Поперечный срез листа.

а, б — то же, что на рис. 1.

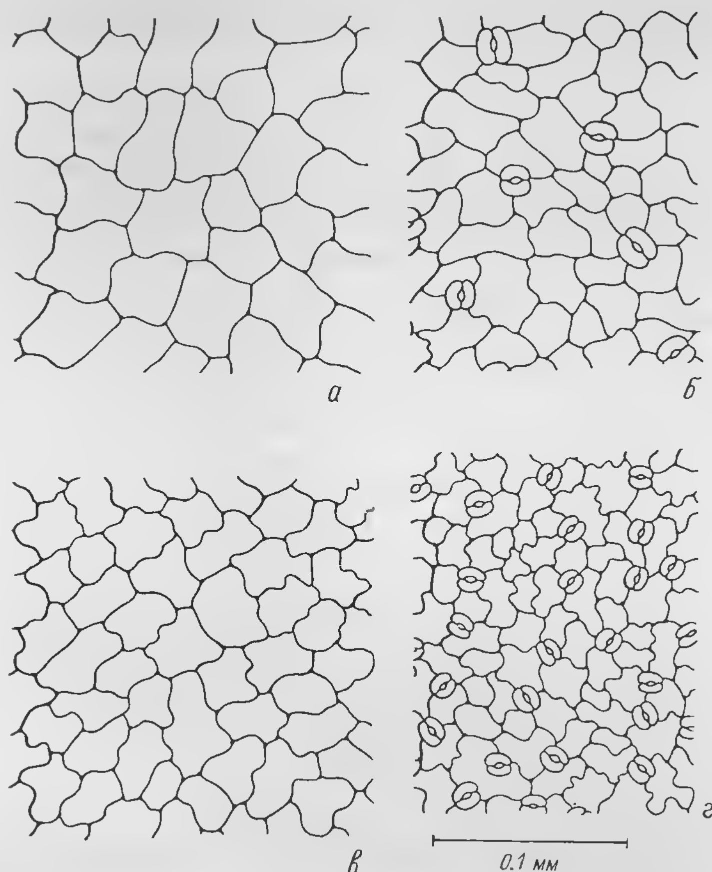


Рис. 3. Эпидерма *P. protopunica*: *а* — верхняя, *б* — нижняя; *P. granatum*: *в* — верхняя, *г* — нижняя.

Проекция клеток верхней эпидермы близка к многоугольной. Контур клеточных стенок округло-извилистый, кутикула слоистая. Число клеток на 1 мм^2 поверхности листа — 600—700 (рис. 3, *а*).

Контур клеточных стенок нижней эпидермы округло-извилистый, число эпидермальных клеток на 1 мм^2 поверхности — 2000—2200. Устьичный аппарат аномоцитного (ранункулоидного) типа, устьичный коэффициент составляет 12%, на 1 мм^2 поверхности листа приходится 250—300 устьиц (рис. 3, *б*; см. таблицу).

Признаки анатомического строения листа *P. protopunica* и *P. granatum*

	P. protopunica	*P. granatum*
Мезофилл		
Число слоев столбчатой ткани	1	1
Число слоев губчатой ткани	4—5, чаще 4	3—4, чаще 4
Высота столбчатой ткани, мкм	24—44	56—64
Высота губчатой ткани, мкм	96—132	68—76
Высота столбчатой ткани от высоты всего мезофилла, %	34	45
Степень сомкнутости клеток губчатой ткани	Губчатая ткань более рыхлая, сомкнутость клеток незначительная	Губчатая ткань довольно плотная, сомкнутость значительная
Идиобласты	Есть	Есть
Эпидерма		
Верхняя		
Контур клеточных стенок	Округло-извилистый	Извилисто-волнистый
Проекция клеток	Близка к многоугольной	Распластанная
Число эпидермальных клеток на 1 мм^2 поверхности	600—700	1600—2000
Слоистость кутикулы	Нет	Есть
Нижняя		
Контур клеточных стенок	Округло-извилистый	Извилисто-волнистый
Проекция клеток	Близка к распластанной	Распластанная
Число эпидермальных клеток на 1 мм^2 поверхности	2000—2200	2000—3000
Тип устьичного аппарата	Аномоцитный (ранункулоидный)	
Положение устьиц	Несколько выступают над поверхностью листа	Не выступают над поверхностью листа
Устьичный коэффициент, %	12	20
Число устьиц на 1 мм^2	250—300	500—800
Черешок		
Форма черешка на поперечном срезе	Округлая	Округло-треугольная
Число слоев колленхимы на адаксиальной стороне	8—9	5—6
на абаксиальной стороне	5—6	5—6

Черешок на поперечном срезе округлой формы. Проводящая система, представленная вторичными тканями, располагается в центральной части черешка в виде слегка изогнутой дуги. Флоэма интерксилярная, первичная одревесневает. Колленхима рыхлая, 5—6-слойная на абаксиальной стороне (рис. 4, *а*).

Проводящая система побега в зоне междоузлия имеет кольцевое строение, образована вторичными тканями. Флоэма интерксилярная, первичная одревесневает. Ксилема с узкими однорядными лучами, сосуды мелкие, количество их небольшое. Сердцевина занимает небольшой объем, часто разрывается, клетки ее однородные, оболочки их утолщены, иногда со-

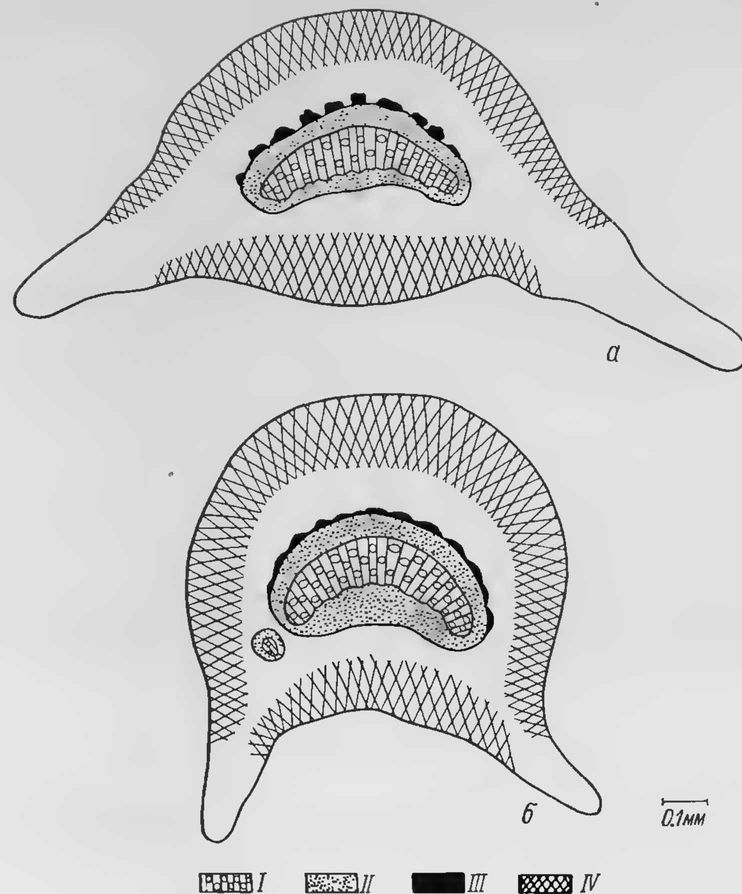


Рис. 4. Поперечный срез черешка.

а — *P. protopunica*: *I* — ксилема, *II* — флоэма; *б* — *P. granatum*: *III* — механическая ткань, *IV* — колленхима.

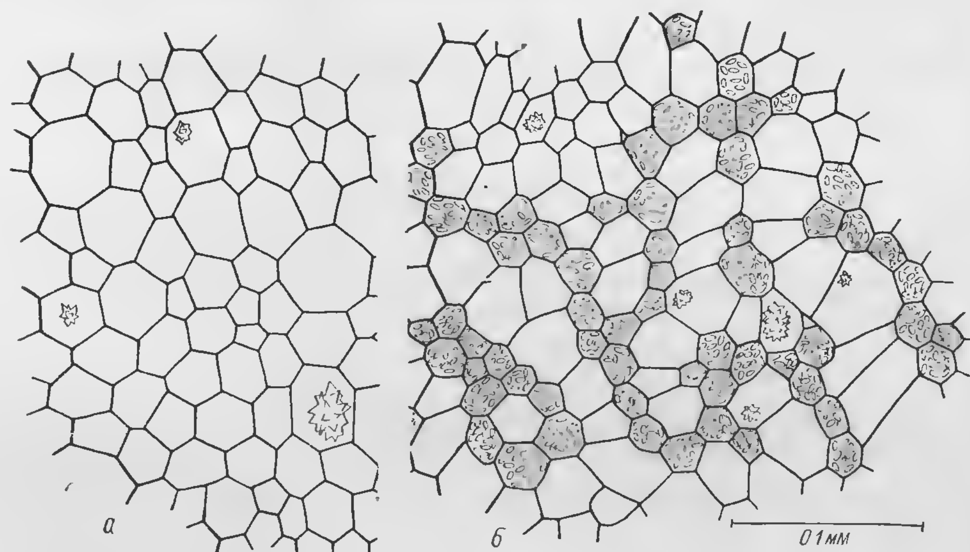


Рис. 5. Строение сердцевины побега.

а, б — то же, что на рис. 1.

держат кристаллы оксалата кальция (рис. 5, *а*). Листовой след однопучковый однолакунный.

Анатомические особенности *P. granatum* изучены достаточно хорошо (Metcalfe, Chalk, 1950) и наши данные их полностью подтвердили.

Обсуждение

Проведенное нами сравнительно-анатомическое изучение листа и побега *P. protopunica* и *P. granatum*, а также гербарного материала значительно расширили имеющиеся представления о *P. protopunica* и позволили выявить ряд новых существенных отличий между этими видами в дополнение к известным из литературных источников.

Жизненная форма *P. protopunica* — вечнозеленое деревцо, в то время как *P. granatum* — это типичный геоксильный кустарник (Левин, 1976), листопадный на территории природного ареала.

Между двумя видами имеются известные различия в строении цветка — в положении столбика относительно отгиба лепестков и чашелистиков, в наличии стилоподия, в количестве кругов тычинок.

Бальфур (Balfour, 1888) считал наиболее характерной отличительной особенностью строение завязи — расположение трех плодолистиков в один круг у *P. protopunica*, тогда как у *P. granatum* многочисленные гнезда завязи образуют два яруса, или этажа. Это обусловлено тем, что плодолистики закладываются в два круга. Благодаря разрастанию цветоложа плодолистики наружного круга смещаются вверх и оказываются выше трех внутренних. Очень редко можно наблюдать третий и четвертый ярусы плодолистиков. Такое своеобразное строение завязи среди покрытосемянных присуще только *P. granatum*.

Существенные различия обнаружены при сравнении анатомического строения древесины *P. protopunica* и *P. granatum* (Шилкина, 1973). Для *P. protopunica* характерны одно- и двурядные лучи, тогда как у *P. granatum* они только однорядные. У *P. protopunica* преобладают просветы сосудов, собранные в группы и цепочки, у *P. granatum* — одиночные. У *P. protopunica* имеются волокнистые трахеиды, отсутствующие у всех других представителей пор. *Myrtales*, и сосудистые трахеиды, которые были найдены лишь в сем. *Myrtaceae*. Такой примитивный признак, как наличие волокнистых трахеид, у этого вида сочетается с признаками высокой специализации — наличием сосудистых трахеид и организованным расположением сосудов (Шилкина, 1973).

Согласно выработанным к настоящему времени критериям и признакам ксероморфного и мезоморфного строения листа (Василевская, 1940, 1954; Эсау, 1969; Николаевский, 1976, и др.), *P. protopunica* следует считать более мезофитным растением, а *P. granatum* (рис. 2, *б*) более ксерофитным (см. таблицу). Вполне вероятно, что локальный ареал *P. protopunica* и широкий *P. granatum* связаны, помимо прочих причин, и с различными уровнями мезофильности и ксерофильности этих видов. С этой точки зрения *P. protopunica* — более примитивный вид, так как для растений Древнего Средиземноморья ксероморфизация является общим направлением эволюции (Вульф, 1944).

Помимо экологических различий, полученные нами данные позволяют выявить и ряд четких диагностических отличий между сравниваемыми видами. *P. protopunica* имеет более крупные размеры клеток верхней и нижней эпидермы, отличается от *P. granatum* контуром клеточных стенок и проекцией эпидермальных клеток (рис. 3, *в*, *г*), слоистостью кутикулы и меньшим числом устьиц на единицу поверхности листа (см. таблицу). По строению черешка *P. protopunica* значительно отличается от *P. granatum* (рис. 4, *б*) формой черешка на поперечном срезе и числом слоев механической ткани — колленхимы (см. таблицу). Согласно Анели (1962), данный признак относится к числу важных в систематическом отношении. По строению побега *P. protopunica* отличается от *P. granatum* небольшим объемом сердцевины и наличием в ней только одного типа клеток.

У *P. granatum* сердцевина занимает больший объем и представлена двумя типами клеток, крупными, иногда содержащими кристаллы оксалата кальция, и мелкими темноокрашенными, заполненными крахмалом (рис. 5, *б*).

Итак, при современном состоянии изученности *P. protopunica* и *P. granatum* наиболее значительными отличительными признаками этих видов являются 1) биологические — жизненная форма, продолжительность жизни листа; 2) морфологические — строение цветка, завязи, плода; 3) анатомические — строение зрелой древесины, черешка, листа, сердцевины побега.

Несомненна бóльшая примитивность *P. protopunica* по сравнению с *P. granatum*, однако мнение, что *P. protopunica* является исходным для *P. granatum* (Balfour, 1888; Вульф, 1944) или даже для всего рода (Шилкина, 1973), представляется нам недоказанным. *P. protopunica* прошел длительную независимую эволюцию, в результате которой приобрел черты специализации, отсутствующие у *P. granatum*. Мы считаем, что это было скорее следствием дизруптивного отбора, вызвавшего столь далеко зашедшую дивергенцию. Этим же можно объяснить гетеробатмию — разновозрастность многих признаков, одно из проявлений независимости морфогенеза и филогенеза обоих видов. Мы полагаем, что *P. protopunica* следует выделить в самостоятельный род. Было бы полезно провести его кариологический анализ, изучить биохимический состав ряда его органов, установить наличие или отсутствие веществ специфического синтеза — алкалоидов группы пеллетьерина, пуниковой кислоты и др.

По нашим представлениям, род *Punica* L. является монотипным, возникшим, возможно, в нижнем меле. В ходе геологических преобразований поверхности Евразии он уцелел на островах Тетиса, входивших в восточную часть альпийского пояса (в районе нынешних Малой Азии, Ирана и Афганистана). Здесь, в пределах вертикального профиля, он и приобрел листопадность. Уже в палеогене флора этого региона включала наряду с вечнозелеными и листопадные формы (Вульф, 1944). Листопадность *P. granatum* позволила ему при последующей аридизации климата включиться в фитоценозы типа шибляка (Камелин, 1973) и завоевать обширный ареал области Древнего Средиземноморья, частично сократив его в Западном Средиземноморье лишь в ледниковую эпоху. Этому способствовали эволюция по ксерофильной и криофильной линиям развития (как следствие приобретения листопадности), возникновение ксилоподия, вегетативной подвижности, строение плода и семян, тропофитность, андромоноэция.

Второй ныне существующий вид сем. *Punicaceae* — *P. protopunica*, значительно более специализированный — не вышел за пределы первоначального ареала.

Сопоставление анатомического строения *P. protopunica* и *P. granatum*, помимо отличий, выявило и ряд сходных признаков у обоих видов. К их числу относятся общий тип строения узла (однопучковый однолакунный листовой след); наличие интерксилярной флоэмы; наличие идиобластов с одиночными кристаллами, расположенных между столбчатой и губчатой тканями, наличие устьиц только на нижней поверхности листа; общий тип строения устьичного аппарата (аномоцитный); дорсивентральный (Анели, 1962) тип строения черешка. Все эти признаки относятся к числу наиболее важных в систематическом отношении и служат дополнительным подтверждением правомерности выделения указанных видов в отдельное сем. *Punicaceae*.

Сем. *Punicaceae*, по-видимому, представляет собой пример тупиковой ветви эволюции, развитие которой прекратилось, вероятно, очень рано, по неодновременно для разных представителей. Представление о наличии в роде *Punica* вымерших видов, по-видимому, необосновано (Левин, 1977). В настоящее время *Punicaceae* представлено, как мы полагаем, двумя монотипными родами. Среди покрытосемянных такие олиготипные семейства не единичны. Количество олиготипных семейств, включающих два вида, составляет 5.5% от общего количества семейства (А. Л. Тахтаджян, 1966).

Авторы приносят сердечную благодарность за присланный материал и помощь профессору Д. Хеслоп-Харрисону, бывшему в то время директором ботанического сада Кью, сотрудникам этого сада доктору И. С. Кисингу (J. S. Keesing) и доктору А. Радклиф-Смиту, доктору биол. наук проф. В. К. Василевской (Ленинградский государственный университет) и проф. В. В. Никитину.

ЛИТЕРАТУРА

Анели Н. А. (1962). Анатомия проводящей системы побега и систематика растений (каулифолиарная проводящая система двудольных растений). Автореф. дис. Тбилиси. — Василевская В. К. (1940). Анатомо-морфологические особенности растений холодных и жарких пустынь Средней Азии. Учен. зап. ЛГУ, сер. биол., 62. — Василевская В. К. (1954). Формирование листа засухоустойчивых растений. — Вульф Е. В. (1944). Историческая география растений. — Камелин Р. В. (1973). Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. — Кренке Н. П. (1966). Трансплантация растений. — Левин Г. М. (1976). Жизненные формы граната (*Punica granatum* L.) в Туркменистане. Изв. АН ТССР, сер. биол. наук, 5. — Левин Г. М. (1977). Изменчивость дикого граната Западного Копетдага. Изв. АН ТССР, сер. биол. наук, 5. — Николаевский В. Г. (1976). Количественно-анатомические параметры черешка и листовой пластинки некоторых видов сливовых (*Prunoideae*) в связи с их экологическими особенностями. Бот. ж., 61, 3. — Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. — Шилкина И. А. (1973). К анатомии древесины рода *Punica* L. Бот. ж., 58, 11. — Эсау К. (1969). Анатомия растений. — Balfour J. B. (1888). Botany of Socotra. Transactions of the Royal Society of Edinburgh, XXXI. — Metcalfe C. K., L. Chalk. (1950). Anatomy of the Dicotyledons. — Nath N., G. S. Randhawa. (1959). Studies on floral biology in the pomegranate (*Punica granatum* L.). I. Flowering habit, flowering season, bud development and sex-ratio in flowers. The Indian journal of horticulture, 16, 2. — Niedenzu F. (1898). *Punicaceae*. In: Engler A., K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. T. 3. Abt. 78. Leipzig.

Туркменская опытная станция ВИР.
Кара-Кала.

Получено 30 V 1978.

УДК 53.527.2 (479.24)

С. Г. Мусаев

ТРОПИЧЕСКИЙ ВИД *OPLISMENUS COMPOSITUS* (L.) BEAUV. (*POACEAE*) ВО ФЛОРЕ АЗЕРБАЙДЖАНА

S. G. MUSAEV. TROPICAL SPECIES *OPLISMENUS COMPOSITUS* (L.) BEAUV. (*POACEAE*) IN THE FLORA OF AZERBAJAN

При обработке гербарного материала, собранного в Талыше и хранящегося в Институте ботаники АН АзССР и Ботаническом институте АН СССР, выявлен новый для флоры Азербайджана вид — *Oplismenus compositus* (L.) Beauv.

Род *Oplismenus* Beauv. содержит 10—12 видов, которые произрастают в тропических и субтропических областях обоих полушарий.

По Р. Ю. Рожевицу (1934) и Н. Н. Цвелеву (1976), во флоре СССР представлены два вида этого рода — *O. burmannii* (Retz.) Beauv. и *O. undulatifolius* (Ard.) Beauv. Из них первый встречается только в Западном Закавказье (Чаква) как заносное растение, характеризующееся шероховатыми и извилистыми остями, а второй — в Дагестане, Западном и Восточном Закавказье и Талыше. В Талыше *O. undulatifolius* впервые собран Н. Пастуховым в 1914 г. В последнее время он найден в Куткашенском, Шекинском, Закатальском районах Азербайджана.



Общий вид *Oplismenus compositus* (L.) Beauv.

O. undulatifolius характеризуется следующими морфологическими признаками: общее соцветие состоит из почти сидячих пучков колосков, ости гладкие или с небольшими бугорковидными железками, но всегда без шипиков.

При обработке гербарного материала по *Oplismenus*, хранящегося в Ботаническом институте АН СССР (Ленинград) и Институте ботаники АН АзССР (Баку), выявлены 4 экземпляра (в каждом гербарии по 2), хорошо отличающиеся по строению соцветий от *O. undulatifolius*. Они оказались принадлежащими к новому для флоры АзССР виду — *Oplismenus compositus* (L.) Beauv., широко распространенному в тропических странах Азии.

Oplismenus compositus (L.) Beauv. 1812, Ess. Agrost.: 54, 168; Bor, 1970, in Rech. f. Fl. Iran. 70: 487 (=*Panicum compositum* L. 1753, Sp. Pl.: 57).

Описан с о. Шри Ланка (Цейлон).

O. compositus — многолетнее лежачее растение. Стебли с многочисленными узлами; влагалища обычно с оттопыренными волосками; листовые пластинки широколанцетные, 5—10 см дл. и 0.7—1.8 мм шир. Соцветия — кистеобразные или колосовидные метелки до 10 см дл. Пучки колосков удлиненные, с довольно длинной осью. Ости 3—7 мм дл., пурпурные, гладкие, прямые. У *O. burmannii* они бледно-зеленые, шероховатые и извилистые (см. рисунок).

Этот тропический вид сохранился в Талыше в качестве реликта древней лесной третичной флоры. Впервые он был собран там Л. И. Прилипко со следующего местонахождения: «Transcaucasia, Azerbajdzhan, prov. Baku, distr. Lenkoran, inter pag. Bilasar superior er m. Vyshiny-band, 16 VIII 1928, Prilipko» под названием «*O. undulatifolius*». Через 17 лет этот вид был вторично собран в Талыше Р. Жуковой и также определен ею как *Oplismenus undulatifolius*. Экземпляры Жуковой имеют следующую этикетку: «Transcaucasia, Azerbajdzhan, distr. Lenkoran, pr. pag. Chanbulany, in declivitate sept.-orient. brachii m-ts Uljassy, ca 1300 m alt. in fagetis, 24 VIII 1945, R. Zhukova».

Обнаруженные нами местонахождения *Oplismenus compositus* в Талыше являются самыми северными для этого древнего вида. Ближайшие, также изолированные от основного ареала местонахождения находятся в Иране: пров. Гилан (Лахиджан) и Ардаян.

В заключение выражаю благодарность Н. Н. Цвелеву за помощь при определении этого вида.

ЛИТЕРАТУРА

Гроссгейм А. А. (1939). Флора Кавказа, I. — Рожевиц Р. Ю. (1934). Род *Oplismenus* Beauv. Флора СССР, II. — Цвелев Н. Н. (1976). Злаки СССР. — Bor N. L. (1970). *Gramineae* Rech. f. Fl. Iranica, 70.

Институт ботаники АН АзССР, Баку.

Получено 8 VII 1978.

УДК 581.527.7 (470.344)

А. В. Димитриев, Н. Г. Ильминских

НОВЫЕ ЗАНОСНЫЕ РАСТЕНИЯ ВО ФЛОРЕ ЧУВАШИИ

A. V. DIMITRIEV, N. G. ILMINSKIKH. NEW ADVENTIVE PLANTS IN THE FLORA OF CHUVASHIA

15—16 VIII 1978 нами было проведено флористическое обследование участка Горьковской ж. д. в пределах Чувашской АССР между станциями Тюрлема и Урмары. В результате были найдены виды,[1] являющиеся в Чувашии адвентивными и ранее не отмечавшиеся для территории республики в сводке З. М. Кудановой (1965) и в другой литературе.

Bromus hordeaceus L. ssp. *mollis* (L.) Hyl. Встречены отдельные группы на ж.-д. полотне близ станций Чешлама и Тансарино. Растения находились в фазе бутонизации. Встречается также на ж.-д. насыпи в районе Силикатного завода в г. Казани (Татарская АССР).

B. scoparius L. Между станциями Чешлама и Тансарино, группами на ж.-д. полотне; растения плодоносили.

Agropyron cristatum (L.) Beauv. ssp. *pectinatum* (Bieb.) Tzvel. Несколько плодоносящих растений найдено близ ст. Чешлама на ж.-д. полотне. Этот вид также широко распространен на ж.-д. насыпях в г. Казани.

[1] Названия растений приведены по «Флоре СССР», тт. I—XXX и согласованы со «Сводом дополнений и изменений к „Флоре СССР“ (тт. I—XXX)» С. К. Черепанова (1973).

Myagrum perfoliatum L. Обнаружен один плодоносящий экземпляр у подножия ж.-д. насыпи между станциями Чешлама и Тансарино. Три растения этого же вида с цветками и плодами были обнаружены также 5 VIII 1978 на ж.-д. полотне в районе Силикатного завода в г. Казани.

Lepidium densiflorum Schrad. Изредка встречается на всем протяжении ж.-д. насыпи, плодоносит.

Commelina communis L. Найдена группа из 35 растений с бутонами и цветками у подножия ж.-д. насыпи северной экспозиции близ ст. Чешлама на тенистом и влажном месте около канавы.

Plantago indica L. Найдены отдельные цветущие растения на ж.-д. насыпи близ ст. Тюрлема.

Kochia scoparia (L.) Schrad. Отмечены вегетирующие, цветущие и отцветающие растения на всем протяжении ж.-д. насыпи. Растения этого вида часто встречаются также на ж.-д. насыпях в г. Казани, что уже отмечалось в литературе (Гусев, 1977).

Salsola collina Pall. Часто встречается на полотне и ж.-д. насыпях на всем протяжении дороги; растения находятся во всех фазах развития.

Amaranthus albus L. Плодоносящие растения этого вида были найдены на полотне и ж.-д. насыпях близ станций Чешлама, Тюрлема и Урмары. Изредка встречается также на ж.-д. насыпях в Ленинском р-не г. Казани.

Tragopogon dubius Scop. Отмечен на всем протяжении ж.-д. насыпи в фазе плодоношения. Обычен также на ж.-д. насыпях в г. Казани, особенно часто между станциями Казань и Ометьево.

На обследованном отрезке ж.-д. линии нередко встречаются также виды, ранее отмечавшиеся в Чувашии только как редкие сорные (преимущественно сегетальные) растения, такие, как *Fagopyrum tataricum* (L.) Gaertn., *Setaria viridis* (L.) Beauv., *Avena fatua* L., *Anisantha tectorum* (L.) Nevski (Куданова, 1965).

Тот факт, что за два дня на коротком (около 15 км) отрезке ж.-д. линии было обнаружено 11 новых для флоры Чувашии видов растений, может свидетельствовать об интенсивном заносе на территорию республики новых растений.

Гербарные образцы хранятся в гербарии Кафедры охраны природы и экологии Казанского государственного университета.

Авторы благодарят З. М. Куданову и Р. Г. Иванову за ценные советы и указания при выполнении работы.

ЛИТЕРАТУРА

Гусев Ю. Д. (1977). Материалы по адвентивной флоре Удмуртии. Бот. ж., 62, 5. — Куданова З. М. (1965). Определитель высших растений Чувашской АССР.

Казанский государственный университет.

Получено 11 I 1979.

УДК 001.8 : 577.95

А. Г. Юсуфов

ВОЗМОЖНОСТИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ КУЛЬТУРЫ ИЗОЛИРОВАННЫХ ЛИСТЬЕВ ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ ОНТОГЕНЕЗА РАСТЕНИЙ [1]

A. G. YUSUFOV. POSSIBILITIES OF ISOLATED LEAVES CULTURE USAGE FOR THE STUDY OF PLANT ONTOGENESIS

Рассмотрены перспективы использования культуры изолированных и укорененных листьев для изучения таких вопросов, как общность и специфика морфогенеза при регенерации и нормальном развитии, полярность, гомеостаз и старение растений. Показаны возможности этого метода для изучения процессов автономной и индуцированной регуляции цветения и некоторых аспектов эволюции онтогенеза.

[1] Сообщение доложено на заседании Дагестанского отделения ВБО (21 XI 1977), посвященном итогам проведения ботанических исследований в республике.

Изучение изолированных и укорененных листьев до недавнего времени занимало значительное место в исследованиях физиологов и морфологов растений (Юсуфов, Абдуллаева, 1967). В последние годы изолированные листья как модель также находят применение (Чайлахян, 1974; Клячко, Кулаева, 1974), однако наблюдается ослабление интереса к ним. Это отчасти объясняется недостаточной оценкой возможностей культуры укорененных листьев.

Мы попытаемся осветить некоторые аспекты использования этого метода для решения проблемы онтогении растений. При этом не ставится задача охвата всей литературы по культуре листьев, так как это было бы в известной мере повторением ранних обзоров (Jarwood, 1946; Swingle, 1950; Юсуфов, Абдуллаева, 1967). За основу обсуждения взяты исследования, проведенные сотрудниками Дагестанского университета (с 1961 г.). В сообщении использованы результаты лишь некоторых из многочисленных опытов с укорененными листьями. Насколько можно судить, в известной нам литературе изолированные листья в этом плане привлекали мало внимания (Юсуфов, 1975).

Общность и специфика процессов морфогенеза при регенерации и нормальном развитии растений

Органообразование при регенерации изолированных листьев связано с глубокими функциональными и структурными преобразованиями тканей (Mothes, Engelbrecht, 1956; Дубровицкая, 1961; Юсуфов, 1968). Их характер зависит от объекта, обработки регуляторами роста и условий культивирования листьев (Абдуллаева, 1969; Гаджиева, 1973).

В протекании регенеративных процессов в листьях разных растений наблюдается много общего:

1) каллусо- и корнеобразованию предшествуют гидролитические процессы, смысл которых состоит в мобилизации веществ. Расщепление сложных полимерных соединений способствует усилению транспорта веществ к раневой поверхности (Турецкая, 1961), освобождению и использованию ранее связанных фитогормонов для активации деления клеток (Кефели, 1974);

2) при регенерации меняется интенсивность дыхания, фотосинтеза и других процессов;

3) регенерация у изолированных органов носит фазовый характер (Кефели и др., 1970), при этом разные ее этапы отличаются по чувствительности к воздействиям и направленности процессов;

4) развитие корней и побегов первоначально подготавливаются структурными преобразованиями раневой зоны, которые затем распространяются выше по стеблю и черешку;

5) появление корней и побегов ведет к переходу изолированной части к самостоятельной жизни и усилению в тканях процессов синтеза.

Для начавших регенерировать органов характерно преобладание гетеротрофного обмена, так же как для прорастающих семян. Гидролитические процессы в изолированных листьях, как и в прорастающихся семенах, — необходимая предпосылка образования новых структур. С другой стороны, нет прямой связи между глубиной распада веществ и темпами регенерации. Так, например, при культивировании изолированных листьев в темноте и обработке их антиметаболитами (8-азагуанин, гидразид малеиновой кислоты, кумарин) и высокими дозами стимуляторов роста (ИУК, ИМК, гиббереллин) наблюдаются усиленный распад веществ и угнетение процессов ризогенеза листьев. Регенерации способствует умеренный распад веществ (Юсуфов, 1968; Абдуллаева, 1969).

Потребности в строительном материале на начальных этапах регенерации настолько велики, что они вряд ли могут быть удовлетворены синтезом, осуществляемым в тканях только что изолированных листьев. Поэтому идут мобилизация резервов тканей, приток веществ из других участков пластинки. Начальные этапы новообразования при регенерации

происходят в целом менее интенсивно, чем при прорастании семян. Поэтому темпы и масштабы использования веществ при этом оказываются неодинаковыми. Многие переломные моменты нормального развития также сопровождаются усилением гидролитических процессов даже при наличии сравнительно высокой активности синтезов у растений. В то же время при отклонении от нормального развития, после воздействия неблагоприятных факторов распад веществ в тканях растений приобретает все более выраженный характер и оказывается необходимым звеном в цепи процессов, ведущих к нормализации роста (Альтергот, Вольгина, 1970).

Следовательно, процессы, связанные с новообразованием структур в норме, после воздействия неблагоприятных условий, при повреждении и регенерации в принципе сходны. В их основе лежит гидролиз, ведущий к мобилизации веществ. На примере изучения процессов регенерации у листьев разных растений видна общность их протекания не только между собой, но и с процессами нормального морфогенеза. Поэтому изучение изменений при регенерации проливает свет на явления морфогенеза в целом как процесса «саморегулирующегося нормального развития» (Синнот, 1963, с. 503).

Для познания закономерностей морфогенеза растений удобным и перспективным оказывается изучение процессов дифференциации на еще более упрощенных моделях — каллусной ткани и изолированных клетках (Бутенко, 1975). Тем не менее необходимость использования изолированных листьев в этих целях не только не отпадает, а наоборот, возрастает в связи с конкретизацией роли специализации клеток и тканей, ограниченностью меристиматического роста и в дедифференцировке и развитии. На уровне изолированных листьев можно изучить роль и межтканевых взаимодействий. Известно, что лист и его производные лишь у редких растений проявляют тенденции к развитию корней и побегов в природных условиях. Однако в эксперименте изолированные листья проявляют такие свойства. Замечено, что укорененные листья табака живут более года, не образуя побегов. Работая с ними в течение многих лет, мы наблюдали развитие побегов на раневой поверхности апикального конца черешка (Юсуфов, 1959) лишь у отдельных листьев только после удаления пластинки листа на 240-й день культивирования, однако небольшие высечки из пластинки листьев табака, перенесенные на питательную среду, легко продуцируют каллус и множество почек на нем (Юсуфов, Хачумова, 1975б). Эти наблюдения свидетельствуют о том, что межклеточные взаимодействия определяют направления дифференциации и органообразования изолированных листьев.

Полярность органообразования и развития

Велико значение явлений полярности в жизни растений (Кренке, 1940а; Молотковский, 1961; Сабинин, 1963; Синнот, 1963), и оно еще не совсем понято. До недавнего времени наименее изученной оставалась полярность изолированных листьев (Bigot, 1965; Абдуллаева, 1969). Сейчас в этом вопросе, особенно в изучении полярности регенерации, достигнуты определенные успехи (Гаджиева, 1973). Оказалось, что полярность регенерации у изолированных листьев вопреки некоторым суждениям (Синнот, 1963) более выражена, чем у побегов и корней.

При посадке листьев апикальными концами вниз меняются темпы и направления регенерации. Так, листья мыльнянки *Saponaria officinalis* L. и сансевьеры *Sansevieria* sp., посаженные апикальными концами, не формируют корней вообще (Юсуфов, Гаджиева, 1972; Гаджиева, 1973), несмотря на то что при посадке черешком вниз они легко укореняются. Нередко у листьев мыльнянки, посаженных апикальными концами, корни развивались на черешке, обращенном вверх. У листьев томатов и хризантемы *Chrysanthemum indicum* L., культивируемых таким же образом, наблюдался геотропический изгиб листа в середине пластинки. При этом

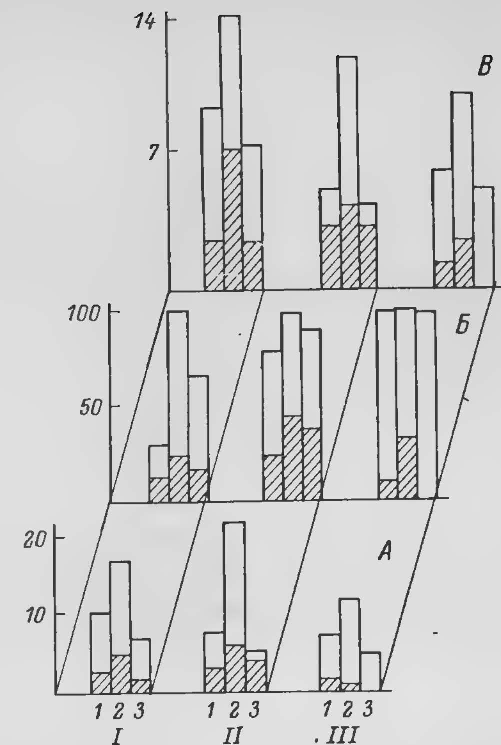


Рис. 1. Влияние ориентации и регуляторов роста на ризогенез листьев бересклета (*I*), хризантемы (*II*) и пеперомии (*III*).

По оси ординат — среднее число корешков (*А*), процент укоренения (*Б*) и длина наибольшего корешка, в см (*В*); *по оси абсцисс*: *1* — контроль, *2* — ИУК (200 мг/л), *3* — кинетин (20 мг/л).
Здесь и на рис. 2 листья посажены апикальными (*заштриховано*) и базальными (*не заштриховано*) концами пластинки.

черешок, соприкоснувшись с песком своим основанием, укоренялся, а часть пластинки, находящаяся изначально в песке (дистальный конец), оставалась без корней. Образованию придаточных корней у листьев апикальной посадки предшествует развитие на поверхности перерезанных жилок дистального конца пластинки или мощного каллуса (*Ficus elastica* Roxb.) или придаточных побегов (*Phlox paniculata* L., *Peperomia magnoliaefolia* Dietr.).

Обработкой регуляторами роста удается лишь в небольшой степени активизировать ризогенез на апикальном конце пластинки (рис. 1). Были также предприняты попытки повлиять на процессы регенерации у листьев бересклета *Euonymus japonica* L. апикальной посадки путем повторной обработки их в растворах регуляторов роста на 6—8-й день после начала опыта (табл. 1). Результаты этого опыта не изменили вывода о сравнительно низкой укореняемости листьев апикальной посадки. Повторная обработка регуляторами роста не способствовала усилению их эффекта. ИУК не снимала ингибирующего действия 8-азагуанина, введенного ранее в листья.

ТАБЛИЦА 1

Влияние повторной обработки регуляторами роста на укореняемость листьев бересклета, посаженных базальными (1) и апикальными (2) концами вниз (Гаджиева, 1973, с. 40)

Первая обработка	Способ посадки	Укореняемость листьев (в %) на 70-й день при повторной обработке			
		вода	ИУК	кинетин	8-азагуанин
Вода (контроль)	1	42	72	63	38
	2	15	10	10	10
ИУК, 100 мг/л	1	74	81	67	60
	2	27	31	20	15
Кинетин, 30 мг/л	1	67	63	59	48
	2	10	20	20	10
8-азагуанин, 50 мг/л	1	54	21	56	14
	2	16	0	10	8

Сравнение данных по изолированным листьям (рис. 1 и табл. 1) и побегам (Гаджиева, 1973) одних и тех же растений указывает на большую трудность смещения полярности ризогенеза у листьев. Это явление за-

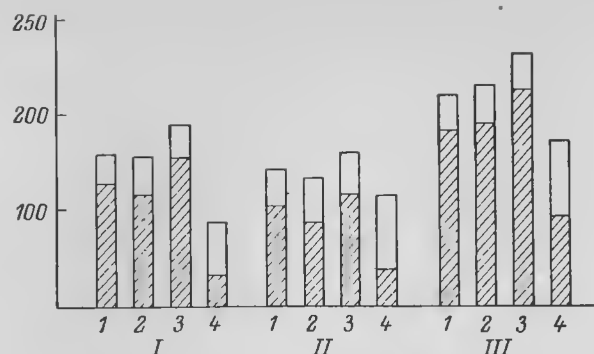


Рис. 2. Влияние ориентации и регуляторов роста на продолжительность жизни изолированных листьев альтернантеры (*I*), табака (*II*) и хризантемы (*III*).

По оси ординат — продолжительность жизни, в днях; *по оси абсцисс*: *1* — контроль (вода), *2* — ИУК (100 мг/л), *3* — кинетин (30 мг/л), *4* — 8-азагуанин (50 мг/л).

служивает внимания для оценки роли специализации органов в проявлении полярности регенерации. У более специализированного органа труднее изменить полярность регенерации. Ориентация листьев апикальными концами вниз задерживает рост и корней и побегов, нарушает локализацию новообразований, — они появляются на разных местах верхней части пластинки, на поверхности перерезанных боковых жилок (Юсуфов, Гаджиева, 1972).

При культивировании листьев апикальными концами вниз гидролиз веществ имеет более затяжной и глубокий характер, так как процессы ризогенеза растянуты во времени. При этом градиент распределения веществ постепенно перемещается к дистальной части пластинки, где идет формирование каллуса и корней. При обычной посадке доминирует в этом отношении проксимальная часть пластинки.

С образованием корней и побегов полярность пластинки несколько меняется. Однако новообразование структур на апикальном конце пластинки не приводит к полному смещению полярности, что видно по угнетению роста самих новообразований. За полное смещение полярности можно было бы принять нормализацию роста побегов и корней, заложившихся на апикальном конце изолированного органа. Однако, судя по стеблевым черенкам, они и по истечении значительного срока культивирования апикальными концами «не забывают» о существовании истинного базального полюса (Юсуфов, 1968).

Приведенные наблюдения свидетельствуют о необходимости учета полярности в реализации морфогенетических потенций, росте и развитии растений. Особый интерес представляет изучение действия внешних условий (фотопериод, интенсивность света, обработка регуляторами роста) на ориентированные по-разному растения и изолированные органы. Как показывают наши предварительные опыты, таким путем можно вызвать значительные изменения в фенотипическом проявлении морфогенеза.

Гомеостаз и старение

Для завершения онтогенеза важное значение имеет поддержание стабильности внутренней среды (гомеостаз). Нарушение гомеостаза ведет к старению организма. Проблема гомеостаза растений слабо изучена, ей все еще отводится мало места в ботанической литературе (Юсуфов, 1978). Изолированные листья оказываются удобными для исследования гомеостаза растений. В силу более выраженной автономности отдельных структур у растений (в отличие от животных) имеет место локальное поддержание гомеостаза органов и их систем.

Отторжение листа от растения ведет к нарушению его гомеостаза, что выражается в усилении гидролитических процессов (см. выше).

По их интенсивности может быть оценена степень нарушения гомеостаза. Оказывается, что разные условия культивирования и обработки вызывают неоднозначные сдвиги в этих процессах. Особенно заметно усиливается гидролиз в изолированных листьях при культивировании их в темноте и обработке ингибиторами метаболизма, что видно по изменению содержания многих веществ. После таких воздействий уже по истечении нескольких часов отмечается нарушение гомеостаза (Юсуфов, Мовчан, 1978). Затем, к моменту появления корней, состояние листьев более или менее нормализуется, что видно по снижению величины отношения сахар/крахмал, характеризующей степень гидролиза веществ в тканях (табл. 2). Несмотря на то что корнеобразование в целом способствует нарастанию синтетических процессов, в варианте с 8-азагуанином и после развития корней еще не происходит восстановления нарушенного гомеостаза.

В ряде других опытов на примере изучения содержания воды, белка и пигментов пластид у изолированных листьев удалось обнаружить наличие постепенного сглаживания нарушений в гомеостазе.

ТАБЛИЦА 2

Изменение отношения сахар/крахмал в пластинке изолированных листьев флокса при укоренении и обработке регуляторами роста (Абдуллаев, 1969)

Дни учета	Варианты обработки				
	вода	ИУК, 200 мг/л	кинетин, 10 мг/л	гиббереллин, 50 мг/л	азагуанин, 50 мг/л
Перед обработкой	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9
На 3-й день посадки	2.3	3.8	2.0	5.4	8.8
На 10-й	4.2	6.3	3.3	17.0	25.6
На 32-й	5.4	4.6	3.3	5.4	36.7
На 86-й	2.1	1.7	0.8	2.1	17.0

Одним из последствий нарушения гомеостаза является старение изолированных листьев. Условия, способствующие глубокому нарушению гомеостаза: культивирование в темноте, обработка ингибиторами метаболизма (Абдуллаева, 1969; Юсуфов, Ашурова, 1975; Юсуфов, Гаврилова, 1977), посадка листьев апикальными концами вниз (Гаджиева, 1973), приводят к ускорению старения листьев. Напротив, под действием стимуляторов роста (Richmond, Lang, 1957; Кулаева, 1973) или при переходе к самостоятельной жизни (Mothes, 1960; Юсуфов, 1968) наблюдаются удлинение сроков жизни и усиление синтезов.

Листья разных видов растений живут различные сроки как до, так и после появления корней. Хотя сроки жизни интактных и укорененных листьев связаны, между ними нет прямой корреляции. Продолжительность жизни укорененных листьев не определяется и мощностью развития корней, так как условия, благоприятные для мощного развития корней, не обязательно приводят к удлинению сроков жизни укорененных листьев (Юсуфов, Гаврилова, 1977).

Для определения сроков потенциальной продолжительности жизни листьев в культуре представляют интерес данные опытов с эфемерами, в которых удалось более четко разграничить роль условий культивирования и наследственных задатков (Юсуфов, Хачумова, 1975а, б). В этих и других опытах обнаружилось, что вариации сроков жизни в разнообразных условиях у изолированных листьев в конечном итоге зависят от генотипа. Это положение подтверждается и результатами опытов по изучению влияния регуляторов роста и ориентации на старение изолированных листьев у разных растений (рис. 2).

В связи с этими опытами встает вопрос о продолжительности жизни и старении растений в естественном состоянии. Данные по изолированным листьям прежде всего подтверждают и развивают тезис о сложности про-

цесса старения и подвижности сроков существования индивидуума и его органов у растений (Молиш, 1933; Кренке, 1940б; Леопольд, 1968). Старение выступает как интегральный результат всего онтогенеза.

При попытке изучения вопроса о причинах и механизме старения растений возникают трудности, связанные с выбором объекта и модели для опытов. Надо полагать, что для этих целей окажутся менее удачными не только многолетние растения, но даже одно- и двулетние, образующие большую вегетативную массу. Трудности использования при этом стерильной культуры и наличие сложного взаимодействия органов ограничивают возможности изучения на них старения. Удобными для подобных целей оказываются эфемеры или изолированные листья (или их высечки), которые не проявляют выраженных тенденций к развитию побегов. На них представляется возможным уточнить роль наследственности и экологических факторов в определении продолжительности жизни, а также локальных изменений, происходящих при старении. Полученные результаты остается еще дополнить данными о первичных изменениях, предшествующих развитию старческого состояния.

Возникает вопрос о правомерности экстраполяции полученных данных на целые растения. Практически еще неясна и во многих случаях отсутствует (Simon, 1967; цит. по Клячко и Кулаевой, 1974) связь между продолжительностью жизни растения и листа. Наши попытки вычислить коэффициенты корреляции между ними для ряда видов привели к противоречивым результатам. По-видимому, сказывается недостаток сравниваемого материала о продолжительности жизни растений, интактных и изолированных листьев. Но если оставить в стороне вопрос о связи между продолжительностью жизни растений и изолированных листьев, использование последних для изучения механизма старения и условий, определяющих старение растений, оправдывает себя (Mothes, 1960; Кулаева, 1973, и др.).

Изучение индукции цветения растений

М. Х. Чайлахян (1974) показал преимущества использования листовой модели для изучения явления индукции цветения. Ранее Сакс (Sachs, 1892) для подкрепления идеи о существовании цветообразующего гормона сравнивал темпы развития вегетативного потомства, полученного из листьев цветущих и нецветущих растений *Begonia rex* Putz. В последующем эти эксперименты, хотя были повторены на ряде других объектов (см. обзоры: Юсуфов, 1961; Юсуфов, Абдуллаева, 1967), не получили дальнейшего развития из-за трудности побегообразования у укорененных листьев большинства исследованных растений.

В связи с возможностями культивирования листьев в стерильных условиях и получения из них побегов перспективы использования их для изучения онтогенеза растений расширяются. Ранее на высечках листьев табака размером 1 см в диаметре мы обнаружили возможность образования до 300 почек (Юсуфов, Хачумова, 1975б), из которых после отделения и пересадки на новую среду формировались нормальные растения. При сравнении побегов, полученных из высечек листьев одних и тех же растений табака (сорт Трапезонд) в фазе интенсивного роста и цветения, нам не удалось обнаружить различий в темпах их развития, а также отличий от сеянцев. Потомство же из каллусов, развившихся на отрезках разных участков стебля цветущего растения того же сорта табака, отличалось по срокам развития (Аксенова и др., 1973). Причины отсутствия различий в цветении потомства в первом случае и проявления их во втором остаются неясными. Здесь необходимы дальнейшие эксперименты.

Возможности получения побегов на листьях в стерильной культуре позволят в будущем подвергнуть глубокому изучению особенности вегетативного потомства, автономные и индуцированные механизмы регуляции цветения, последействия регуляторов роста и т. д.

Некоторые вопросы функциональной эволюции растений

Проблема эволюции функций растений остается крайне слабо изученной. На примере изолированных листьев представляется возможным конкретизировать влияние специализации структур на тотипотентность клеток. Вопрос этот настолько обширен, что в его рамках можно обсудить различные аспекты таких явлений, как регенерация, продолжительность жизни, взаимосвязь структуры и функции и т. д.

С эволюционной точки зрения остается загадочным наличие выраженной тенденции к репродуктивной регенерации у листьев одних растений, ограничение ее (развитием каллуса или корней) у других, отсутствие у третьих. Несмотря на успехи, достигнутые в использовании метода культуры клеток и тканей, существовавшее ранее деление растений по способности к регенерации еще не утратило своего значения. Совершенно очевидно, что у большинства растений способность листьев к развитию корней и побегов в природе редко реализуется и поэтому не имеет какого-либо приспособительного значения. Отсюда эта способность у листьев сама по себе не могла быть объектом отбора. Между тем листья разных растений различаются по способности к регенерации. Эти различия листьев разных растений могут быть результатом углубления структурной и функциональной дифференциации, ограничения роста, что непосредственно связано со специализацией органов. Возможно, что различия в способности к регенерации обусловлены усилением надклеточной регуляции, о чем косвенно можно судить, основываясь на наблюдениях над дифференциацией и ростом клеток разных тканей и органов. В связи с этим возникает необходимость изучения направлений и причины специализации листьев разных растений и ее эволюционных предпосылок.

Точно так же загадочны причины неодинаковой продолжительности жизни интактных и изолированных листьев разных растений; почему эволюция у одних видов привела к синхронизации старения листьев и отмирания растений, у других отмирание листьев не приводит к отмиранию растений, у третьих листья многолетние? Исчерпывающие ответы на эти вопросы пока отсутствуют, хотя и предполагаются вероятные причины. Отмирание листьев не только на растении, но и после укоренения регулируется внутренними факторами, что показано в опытах с выращиванием листьев в разнообразных условиях (Юсуфов, Гаврилова, 1977).

Высказывалось мнение, что сроки цветения и плодоношения определяют функциональную активность и продолжительность жизни растения и его органов (Молиш, 1933; Кренке, 1940б). Они не всегда выступают как непосредственные причины старения, что показано на примере разных видов растений. Старение и отмирание структур наблюдаются и в вегетативной фазе, хотя в этих случаях признаки старения затемняются процессами новообразования (Кренке, 1940б; Сабинин, 1963). Одним из доказательств отсутствия прямой связи между цветением (плодообразованием) и старением являются данные об отмирании укорененных листьев без побегов в благоприятных условиях. Отбор на ускорение развития в определенных экологических условиях в какой-то мере способствовал синхронизации сроков цветения и сроков жизни индивидуума лишь у части видов растений. Эволюционные предпосылки старения растений разных видов оказываются более разнообразными и остаются еще не исследованными. Пробел в понимании этого вопроса в какой-то мере может быть восполнен изучением изолированных листьев.

Таким образом, в заключение можно сказать следующее.

Возможности использования изолированных и укорененных листьев для изучения проблемы онтогенеза разнообразны и еще недостаточно поняты. Выше обращено внимание лишь на некоторые перспективы. На фоне тех возможностей, которые открывает культура изолированных листьев для изучения онтогенеза растений, достигнутые при этом результаты можно рассматривать как предварительные.

ЛИТЕРАТУРА

Абдуллаева Т. М. (1969). Органогенез изолированных листьев и возможности его регулирования. Канд. дис., Махачкала. — Аксенова Н. П., Т. В. Баврина, Т. Н. Константинова. (1973). Цветение и его фотопериодическая регуляция. — Альтергот В. Ф., К. П. Вольгина. (1970). Структурные и функциональные особенности ускоренно растущего побега. Физиол. раст., 17, 2. — Бутенко Р. Г. (1975). Экспериментальный морфогенез и дифференциация в культуре клеток растений. — Гаджиева И. Х. (1973). Полярность регенерации изолированных листьев. Канд. дис., Махачкала. — Дубровицкая Н. И. (1961). Регенерация и возрастная изменчивость растений. — Кефели В. И. (1974). Природные ингибиторы роста и фитогормоны. — Кефели В. И., Р. Х. Турецкая, Э. М. Коф, Л. В. Буканова. (1970). Этапы корнеобразования у черенков фасоли. Онтогенез, 1, 3. — Клячко Н. Л., О. Н. Кулаева. (1974). Факторы старения и омоложения листьев. В кн.: Биология развития растений. М. — Кренке Н. П. (1940а). Полярность у растений. Изв. АН СССР, сер. биол., 3. — Кренке Н. П. (1940б). Теория циклического старения и омоложения растений. — Кулаева О. Н. (1973). Цитокинины, их структура и функция. — Леопольд А. (1968). Рост и развитие растений. — Молиш Г. (1933). Физиология растений как теория садоводства. — Молотковский Г. Х. (1961). Полярность развития растений. — Сабинин Д. А. (1963). Физиология развития растений. — Синнот Э. (1963). Морфогенез растения. — Турецкая Р. Х. (1961). Физиология корнеобразования у черенков и стимуляторы роста. — Чайлахян М. Х. (1974). Целостность и дифференцированные модели цветения растений. В кн.: Биология развития растений. М. — Юсуфов А. Г. (1959). Сравнительное изучение способности к корне- и побегообразованию у листовых черенков. Канд. дис., Л. — Юсуфов А. Г. (1961). К размножению флокса листовыми черенками. Бюлл. Главн. бот. сада АН СССР, вып. 41. — Юсуфов А. Г. (1968). Исследования по регенерации у двудольных растений. Докт. дис., Л. — Юсуфов А. Г. (1975). Использование культуры изолированных листьев для изучения онтогенеза растений. XII МБК (тезисы докладов), II. — Юсуфов А. Г. (1978). Гомеостаз и регуляция у растений. Ж. общ. биол., 39, 5. — Юсуфов А. Г., Т. М. Абдуллаева. (1967). Культура изолированных листьев. Бот. ж., 52, 11. — Юсуфов А. Г., О. Б. Ашурова. (1975). Старение укорененных листьев. Физиол. раст., 24, 4. — Юсуфов А. Г., О. Б. Гаврилова. (1977). Влияние ИУК, кинетина и условий культивирования на продолжительность жизни укорененных листьев. Бот. ж., 62, 8. — Юсуфов А. Г., И. Х. Гаджиева. (1972). Полярность регенерации изолированных листьев. Физиол. раст., 19, 3. — Юсуфов А. Г., Л. Т. Мовчан. (1978). Влияние регуляторов роста на водный режим и ризогенез изолированных листьев. Физиол. раст., 25, 1. — Юсуфов А. Г., С. С. Хачумова. (1975а). Продолжительность жизни и способность к регенерации у листьев эфемеров. Физиол. раст., 22, 1. — Юсуфов А. Г., С. С. Хачумова. (1975б). Способность к регенерации изолированных листьев в стерильных условиях. Бот. ж., 60, 1. — Bigot C. (1965). Mise évidence d'une polarité de morphogénese dans le bouturage de fragments foliaires isolés. Annal. physiol. végét., 7, 4. — Jarwood C. E. (1946). Detached leaf culture. Bot. Rev., 12, 1. — Mothes K. (1960). Über das Altern der Blättern und die Möglichkeit ihrer Wiederjungung. Naturwiss., 47, 15. — Mothes K., L. Engelbrecht. (1956). Über den Stickstoffumsätz in Blattstecklingen. Flora, 143, 3. — Richmond A. A., A. Lang. (1957). Effect of kinetin on protein content and survival of detached *Xanthium* leaves. Science, 125, 3249. — Sachs J. (1892). Physiologische Notizen. Flora, 75. — Simon E. W. (1967). Types of leaf senescence. Symp. Soc. Exper. Biol., 21, 215. — Swingl Ch. (1950). Regeneration and vegetative propagation. Bot. Rev., 18, 1.

Дагестанский государственный университет им. В. И. Ленина, Махачкала.

Получено 24 II 1978.

УДК 539.22 : 632.937.2

Е. И. Демьянова, А. Н. Пономарев

ПОЛОВАЯ СТРУКТУРА ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ ГИНОДИЭЦИЧНЫХ И ДВУДОМНЫХ РАСТЕНИЙ ЛЕСОСТЕПИ ЗАУРАЛЬЯ

E. I. DEMYANOVA, A. N. PONOMAREV. SEXUAL STRUCTURE OF NATURAL POPULATIONS OF GYNODIOECIOUS AND DIOECIOUS PLANTS IN TRANS-URAL TERRITORIES

Изучена половая структура природных популяций гинодиэцичных и двудомных видов лесостепи Зауралья. Исследования выполнены в Троицком заповеднике и длились 5 лет. Установлено, что пропорция женских особей весьма различна в популяциях разных видов, но вполне специфична и постоянна для каждого отдельного вида. Показано воздействие засухи 1975 г. на половую структуру популяций. Обнаружено явление «очаговости» в распределении женских форм в популяциях некоторых видов. Выявлены гинодиэцичные виды, весьма близкие к истинно двудомным (*Arenaria longifolia*, *Gypsophila altissima*, *Seseli ledebourii*).

Покрытосемянные растения преимущественно гермафродитны. Обоеполые виды составляют примерно около 72% от их общей численности (C. Jampolsky, H. Jampolsky, 1922). По современным представлениям, исходным первичным типом цветка покрытосемянных считается обоеполый цветок. Однополые цветки возникли из обоеполых путем редукции независимо в разных филетических линиях покрытосемянных (Lewis, 1942; Parkin, 1952, 1957; Тахтаджян, 1970). Этот процесс редукции во многих случаях еще не завершился, что привело к возникновению переходных цветков, сохранивших следы былой обоеполости. Поэтому у покрытосемянных можно различать 3 основных сексуальных типа цветков: обоеполые, однополые и переходные. Последние будучи структурно обоеполыми являются функционально однополыми цветками, но содержат рудименты противоположного пола. Распределение и сочетание у особи и в видовых популяциях основных сексуальных типов цветков определяют все половое многообразие покрытосемянных. Предложенные классификации половых форм покрытосемянных имеют много общего (Кернер, 1900; Монюшко, 1937; Кожин, 1941, и др.). Наиболее удачна классификация М. А. Розановой (1935) в редакции Е. Л. Кордюм и Г. И. Глущенко (1976). Из принятых в этой классификации основных половых типов покрытосемянных наше внимание привлекают сейчас двудомные растения, в частности гинодиэцичные и собственно двудомные (диэцичные).

Гинодиэция (женская двудомность) открыта и первоначально изучена Ч. Дарвином сто лет назад. Она характеризуется сочетанием в видовых популяциях обоеполых и женских растений. Особенностью последних является редукция андроцея, полная стерилизация пыльцы, уменьшение размеров венчика. Крупные обоеполые и мелкие женские цветки распределены на разных особях, вследствие чего популяции гинодиэцичных видов заключают крупноцветковую обоеполую и мелкоцветковую женскую формы (рис. 1). Они резко отграничены друг от друга, что свидетельствует о завершенности половой дифференциации вида. Но так бывает не всегда. Иногда наблюдается неполная редукция андроцея или гинецея (частичная мужская и женская стерильность). Тогда образуются переходные цветки — от обоеполых к женским или от обоеполых к функционально мужским. Эти случаи имеют отношение к вопросу о происхождении истинной двудомности и будут рассмотрены в соответствующем месте.

Мы изучали половую структуру природных популяций гинодиэцичных и двудомных видов, т. е. количественное соотношение в популяции разных половых форм. Исследование проведено на 35 видах, произрастающих в южной лесостепи Зауралья (Троицкий лесостепной заповедник, Челябинская обл.); оно длилось 5 лет и было предпринято нами в связи с изучением гинодиэции в широком плане (морфология и размеры цветка,

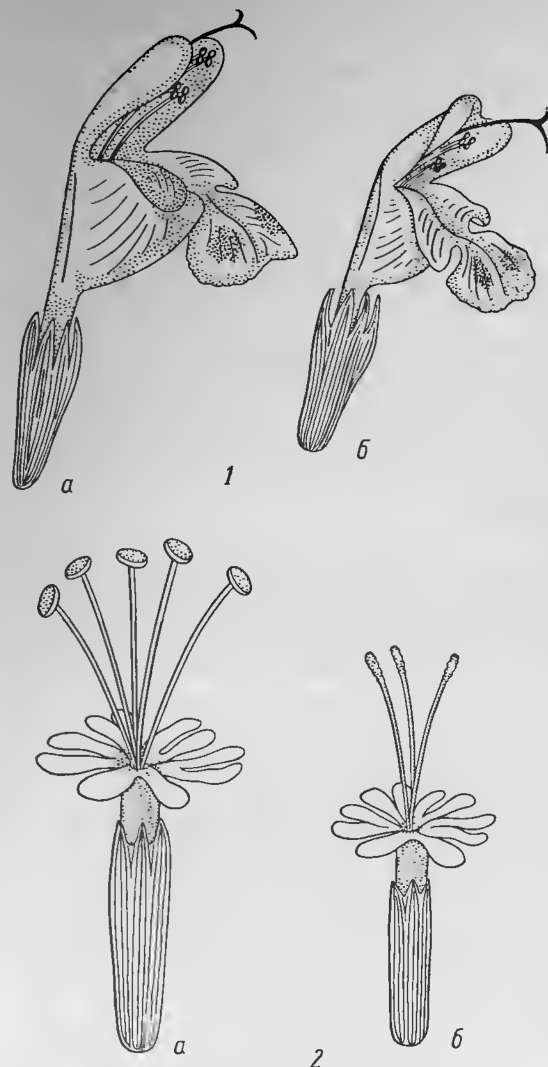


Рис. 1. Гинодиэция у *Dracocephalum ruyschianum* (*1*) и *Silene multiflora* (*2*).

а — крупный обоеполый цветок, *б* — мелкий женский цветок.

фертильность пыльцы, нектаровыделение, семенная продуктивность, цитоэмбриология, половая структура популяций).

По последнему вопросу надлежало выяснить, является ли половая структура популяций специфичной и константной для каждого вида или она изменяется в разные годы, в разных регионах и местообитаниях в зависимости от погодных, фитоценотических, эдафических и генетических условий. Подсчеты половых форм производились во многих конкретных популяциях, а затем суммировались для данной географической (зауральской) популяции. Для каждого вида учитывалось по несколько тысяч особей и лишь для редко встречающихся — по несколько сот особей. Имеющиеся данные о половой структуре популяций двудомных (Correns, 1928; Lewis, 1942; Moewus, 1947; Маркова, 1968; Волкович, 1971, 1972, 1973; Неверова, 1971, и др.) и гинодиэцичных (Vaarama, Jääskelainen, 1967; Злобина, 1967; Гогина, 1973, 1975; Верещагина, Маланина, 1974; Пономарев, Демьянова, 1975; Assouad, Valdeyron, 1975) видов очень скудны.

Результаты и их обсуждение

Полученные нами данные о численности женской формы у гинодиэцичных видов сведены в таблицу. Нами учитывалось также наличие гиномоноэцичных и переходных форм, но в таблицу они не включены из-за их малочисленности; о них будет сказано ниже.

Из данных таблицы прежде всего можно заключить, что половая структура у изученных гинодиэцичных и двудомных видов весьма неравнозначна. Численность женской формы колебалась у них от десятых долей процента до 80—90% и более. Популяции большинства видов являлись преимущественно более или менее обоеполыми, тогда как у немногих других видов они были в основном или почти полностью женскими. По количественному соотношению половых форм в популяциях их можно подразделить на следующие группы: 1) гинодиэцичные виды, содержащие в своих популяциях примерно $^1/_5$—$^1/_4$ часть (20—25%) женской формы, а часто и значительно меньше (<1 до 10%); 2) гинодиэцичные виды с высоким содержанием (>30—40, иногда до 50% и более) в популяции жен-

Половая структура природных популяций гинодиэцичных и истинно двудомных видов, произрастающих в Троицком заповеднике (1972—1977 гг.)

Вид *	Численность женской формы, в %					
	1972	1973	1974	1975	1976	1977
Гинодиэцичные виды						
<10%						
Dianthus rigidus **	—	—	—	—	0.7	0.75
Elisanthe noctiflora	—	—	0.2	—	—	—
E. viscosa	—	5.4	1.6	—	—	3.42
Silene nutans	—	6.6	30.4	10.4	7.1	—
S. chlorantha	—	8.2	6.0	5.8	7.8	0.4
Stellaria graminea	32	1.6	3.0	—	1.9	1.48
Libanotis intermedia	—	5.6	3.4	2.5	5.7	2.9
Echium vulgare ***	4.0	4.1	6.5	15.7	—	1.6
Scabiosa ochroleuca	—	1.1	0.9	6.6	1.7	2.4
Geranium collinum	—	—	—	—	1.4	2.7
Valeriana rossica	—	13.3	2.9	1.6	—	0.9
Thymus mugodzaricus	—	—	—	—	9.7	9.5
от 10 до 30%						
Salvia stepposa	12.9	12.7	16.4	1.8	8.8	5.86
Silene multiflora	20.1	16.6	22.5	51.7	17.7	9.66
Dracocephalum ruyschianum	—	23.4	12.8	10.4	12.3	15.2
Pedicularis kaufmannii	—	18.3	22.5	20.7	13.7	18.01
Campanula sibirica	—	14.3	10.6	9.9	—	11.6
C. bononiensis	—	27.2	19.2	—	20	17.3
>40%						
Dianthus versicolor	42.3	42.1	26.4	—	41.9	30.7
Thymus marschallianus	57.0	51.6	50.3	—	49.2	35.9
Knautia arvensis	80.0	89.4	66.5	—	93.5	98.5
Gypsophila paniculata	—	—	—	—	47.2	41.6
Гинодиэцичные виды, переходные (близкие) к истинно двудомным						
Arenaria longifolia	—	29.3	46.4	43.8	47.9	43.1
Gypsophila altissima	47.0	47.9	58.7	56.1	60.3	51.8
Seseli ledebourii	—	65.6	48.1	38.5	68.4	60.6
Истинно двудомные виды						
Asparagus officinalis	—	—	44.5	17.8	43.7	44.58
Melandrium album	—	54.7	56.7	—	53.0	48.2
Silene wolgensis	—	41.5	47.6	55.2	51.6	45.7
Rumex thyrsiflorus	—	83.9	84.0	87.6	78.5	88.3
R. acetosella	—	—	68.1	—	—	—
Cirsium arvense	—	74.7	—	—	—	78.9
Hydrocharis morsus-ranae	—	—	4.6	11.9	16.8	—
Stratiotes aloides	—	—	1.7	11.0	—	—

* Латинские названия растений даны по «Флоре средней полосы европейской части СССР» П. Ф. Маевского (1964 г.).

** Тире означает отсутствие данных.

*** Данные 1972—1975 гг. приводятся для популяции, произрастающей в Троицком заповеднике, а за 1977 г. — на территории санатория «Солнечное» близ г. Троицка.

ской формы; 3) гинодиэцичные виды, переходные (близкие) к истинно двудомным; 4) двудомные виды с уравновешенным за немногими исключениями соотношением полов, близким к 1 : 1.

Выразительным примером гинодиэцичных видов с ничтожно малым содержанием женских особей в видовой популяции могут служить *Scabiosa ochroleuca*, *Dianthus rigidus*, *Elisanthe viscosa*, *Silene chlorantha*, *Stellaria graminea*, *Echium vulgare*, *Libanotis intermedia* и др. Довольно обычны гинодиэцичные виды, популяции которых содержат около 10—30% женской формы, это — *Salvia stepposa*, *Silene multiflora*, *Pedicularis kaufman-*

nii и др. Лишь немногие гинодиэцичные виды — *Dianthus versicolor*, *Thymus marschallianus*, *Knautia arvensis* — характеризуются высоким содержанием или даже преобладанием в популяции женской формы (>40%).

Сказанное относится, насколько об этом можно сейчас судить, как к истинно двудомным, так и гинодиэцичным видам. Так, например, численность женских особей в популяции двудомного *Rumex thyrsiflorus* из Троицкого заповедника по наблюдениям за 5 лет устойчиво превышала 80% (до 88%). Близкую цифру (90%) указывал для среднеевропейской популяции этого вида Корренс (Correns, 1928). Подобное же явление — преобладание женской формы в популяции — отмечено у двудомной *Valeriana dioica* в окрестностях Гейдельберга (80%) (Moewus, 1947) и наблюдалось нами у *Knautia arvensis* в Троицком заповеднике (80—90%). По наблюдениям В. В. Макарова (1964, 1972), популяции гинодиэцичной *Mentha arvensis* состояли иногда только из женских особей.

Половая структура популяций у изученных видов будучи весьма различной вполне специфична для каждого отдельного вида в течение ряда лет. Она выступает в качестве достаточно характерного и устойчивого видового признака.

Остается нерешенным вопрос о постоянстве половой структуры популяций в пределах ареала. Допустимо предположение, что каждому виду свойственна в пределах ареала примерно одинаковая и постоянная половая структура популяций. Действительно, природные популяции гинодиэцичного *Geranium sylvaticum* в предгорьях Урала (г. Кунгур) и в Мещерской низменности (Окский заповедник) содержат, по нашим исследованиям, 11.1 и 9.4% женской формы соответственно. Очень близки по данному признаку оказались популяции этого вида из разных регионов Финляндии (12.7%), из Польши (Татры — 15.1%) и ФРГ (Riesengebirge—20%), хотя упомянутые пункты удалены друг от друга на расстояние в тысячи километров (Schulz, 1888; Putrament, 1962; Vaarama, Jääskelainen, 1967). Подобных примеров в литературе приведено немного. В связи с этим нами предпринято изучение половой структуры популяций в географическом плане — в подзонах южной тайги Среднего Урала (Кунгурский заказник), смешанных лесов Русской равнины (Окский заповедник), южной лесостепи Зауралья (Троицкий заповедник), типчаково-ковыльных степей Украины (заповедник Аскания Нова).[1]

Особо и более подробно следует остановиться на гинодиэцичных видах, переходных (близких) к истинно двудомным. Таковы *Arenaria longifolia*, *Gypsophila altissima*, *Seseli ledebourii*. В различных «Флорах» эти виды рассматриваются как гермафродитные. При более детальном ознакомлении они производят впечатление гинодиэцичных растений. Их популяции содержат 40—60% мелкоцветковых женских особей, а остальная часть представлена вполне типичной крупноцветковой обоеполой формой (рис. 2). Последующие наблюдения в течение 5 лет с несомненностью установили почти полное бесплодие обоеполых растений. Лишь у единичных экземпляров было отмечено ничтожное завязывание семенных коробочек. Цитоэмбриологические исследования показали дегенерацию в развитии зародышевого мешка у обоеполых форм *Gypsophila altissima* и *Arenaria longifolia*; обнаружена женская стерильность морфологически обоеполых цветков. Эти цветки нельзя безоговорочно назвать ни обоеполыми, ни однополыми. Это — переходные цветки. Будучи структурно (морфологически) обоеполыми, они являются функционально мужскими, но сохраняют в качестве рудимента орган противоположного пола (пестик), подвергнувшийся большей или меньшей редукции.

Рассматриваемые виды, будучи формально гинодиэцичными, очень близки к истинно двудомным растениям, поскольку морфологически обоеполые цветки у них в действительности являются мужскими.

[1] Может быть, следовало бы также изучить половой состав конкретных флор (в понимании Толмачева, 1959, 1970) подобно тому, как это сделано для флоры Британских островов и юго-западной Австралии (Lewis, 1942; McComb, 1966).

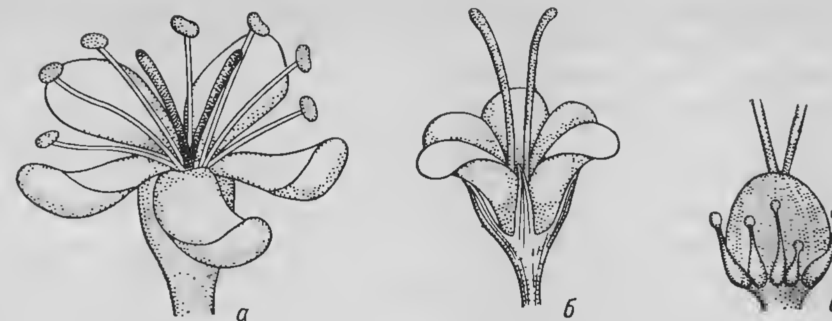


Рис. 2. Переход от гинодиэции к истинной двудомности у *Gypsophila altissima*.

а — крупный морфологически обоеполый, но функционально тычиночный цветок; *б* — мелкий пестичный цветок с рудиментами противоположного пола; *в* — он же без околоцветника, видны редуцированные тычинки.

Следовательно, гинодиэция в данном случае выступает в качестве переходного этапа от гермафродитизма к истинной двудомности. Об этом писал еще Дарвин применительно к *Euonymus europaeus* (1948, с. 226). Следует заметить, что у типично двудомной *Valeriana dioica* венчик мужских цветков примерно в 3 раза крупнее, чем у женских (Moewus, 1947). Подобное же явление отмечал Дарвин для ряда двудомных видов (1877). Это позволяет предполагать возможность происхождения двудомности через гинодиэцию. Кроме того, количественное соотношение половых форм у описываемых видов, близких к двудомным, и у истинно двудомных растений очень сходно. Едва ли это случайное совпадение (см. таблицу).

Итак, двудомность возникла в процессе эволюции из гермафродитизма не только непосредственно или через промежуточное звено однодомности, как это принято думать (Lewis, 1942; Кордюм, Глущенко, 1976), но, вероятно, и через переходный этап гинодиэции. Об этом недавно писал М. Росс (Ross, 1970).

Истинно двудомные растения во флоре Троицкого заповедника немногочисленны. Они представлены анемофилами и энтомофилами. Обращает на себя внимание, судя по нашим и литературным (Lewis, 1942) данным, весьма малая пропорция мужского пола в популяции ряда анемофильных двудомных растений — *Rumex thyrsiflorus*, *R. acetosa*, *R. acetosella*, *Humulus lupulus*, хотя это отнюдь не является общим правилом (Correns, 1928). Более обычно для большинства двудомных растений соотношение полов, близкое к 1 : 1.

Несколько слов следует сказать о тенденции к смещению пола и изменению половой структуры видовой популяции. Об этом упоминает Е. Е. Гогина (1970) в отношении *Thymus loevyanus*. Это явление, видимо, возможно у гинодиэцичных видов с нечеткой и неустойчивой демаркацией половых форм вследствие наличия в популяции гинодиэцичных особей (с обоеполыми и женскими цветками) и особей с переходными цветками (т. е. частичной мужской стерильности). Мы наблюдали подобный случай у *Valeriana rossica*. Она цветет в конце мая—начале июня в луговой степи межколковых полян и в понижениях около колков и степных болотцев в западинах. Это гинодиэцичный вид, в популяциях которого в разные годы в начале цветения отмечено 0.9—13.3% женских особей, 4.4—5.7% гиномоноэцичных особей и 5.1—6.3% переходных особей.

Пропорция женских и гиномоноэцичных особей в популяции этого вида бывает в первую половину периода цветения более высокой, чем в конце цветения. Это связано с тем, что в самом начале цветения нередко появляются женские цветки, а поэтому подобные особи первоначально учитываются как женские или гиномоноэцичные. В дальнейшем ходе цветения тенденция к обоеполости усиливается. Происходит изменение полового знака отдельных особей, а следовательно, изменение половой структуры всей популяции. Последняя у валерианы русской становится к концу цветения более обоеполой, чем в его начале.

Гиномоноэцичные растения довольно обычны, но в небольшом количестве у *Lamiaceae*, например у *Salvia stepposa*, *Dracocephalum ruyschianum*, реже у *Thymus marschallianus*.

Отчетливую и достоверную зависимость половой структуры природных популяций от эдафических и фитоценотических условий выявить не удалось. Более рельефно выступает в этом плане влияние условий увлажнения, особенно засухи. Согласно Дарвину, очень сухие местности, повидимому, благоприятствуют появлению женской формы.

Жесточайшая засуха 1975 г., по нашим наблюдениям, оказала воздействие на соотношение половых форм в популяциях. Некоторые виды в условиях сильной засухи совсем не вегетировали или не цвели. Таковы *Stellaria graminea*, *Dianthus versicolor*, *Thymus marschallianus*, *Knautia arvensis* и др. Многие гинодиэцичные виды будучи многолетниками и двулетниками понесли большой урон вследствие засухи; они очень слабо цвели. Некоторые из них сохранили такое же количественное соотношение половых форм в популяции, как и в предшествующие, обычные по увлажненности годы. Половая структура популяций оказалась у них устойчивой и неизменной, таковы *Silene chlorantha*, *S. nutans*, *Libanotis intermedia*, *Campanula sibirica*, *Silene wolgensis*. Популяции двулетней *Campanula sibirica* сохранились в крайне засушливом 1975 г., но не цвели в сезон 1976 г., видимо, потому, что ее однолетние экземпляры погибли, не выдержав засухи 1975 г. Популяции *C. sibirica* восстановились лишь в 1977 г.

У ряда гинодиэцичных и двудомных видов были обнаружены явные различия в популяциях в 1975 г. в сторону резкого увеличения или уменьшения численности у них женских форм по сравнению с предшествующими годами. Эти колебания связаны, вероятно, с действием засухи в 1975 г. Так, например, численность женской половой формы в видовой популяции резко упала у *Salvia stepposa* до 1.8% вместо обычных 12—16% (почти в 10 раз), у *Asparagus officinalis* до 17% вместо 44.5% (почти в 3 раза). Наоборот, она возросла у *Silene multiflora* до 51% вместо 16—20% (почти в 2—3 раза), у *Echium vulgare* до 15.7% вместо 1.6—4% (почти в 4—10 раз), у *Scabiosa ochroleuca* до 6.6% вместо 0.9—1.7% (почти в 4—7 раз — см. таблицу).

Рассмотрим вопрос об «очаговости» в распространении женской формы. Это явление обнаружено недавно. Суть его заключается в том, что женская форма в популяции распределена не строго диффузно, а скоплениями, как бы «очагами». На отдельных участках (локусах) отмечена повышенная концентрация женских растений, что приводит к некоторой мозаичности популяции, поэтому конкретные популяции или участки популяций нередко различаются по соотношению половых форм, но эти различия нивелируются в суммарной популяции.

Явление «очаговости» замечено пока в природных популяциях некоторых гинодиэцичных видов — *Stellaria graminea*, *Silene nutans*, *Echium vulgare*, *Knautia arvensis* и др. У этих видов отмечены локусы (очаги) женской формы, вследствие чего у них численность женской формы в популяции в отдельные годы оказывалась более высокой, чем обычно, например у *Stellaria graminea* она была равна в 1972 г. 32% (вместо обычной 1.4—3% в другие годы), у *Silene nutans* в 1974 г. — 30% (вместо обычной 6.6—10.4%), у *Echium vulgare* в 1975 г. — 15.7% (вместо обычной 4—6.5% в 1972—1974 гг.). В последнем случае высокое содержание женской формы в популяции в 1975 г. связано, видимо, не только с ее большей стойкостью к засухе, но и прогрессирующим накоплением ее в семенном потомстве в течение ряда лет. Дело в том. что при изучении гинодиэции у синяка обыкновенного мы искусственно сохраняли (и только у этого вида!) женские особи и создавали тем самым преимущественные условия для их семенного размножения по сравнению с обоеполыми.

Крайний случай «очаговости» женской формы представляют популяции *Knautia arvensis*, которые по своему половому составу являются в основном или почти женскими (80—90%).

Явление женской очаговости в популяции и его причины пока не исследованы. Весьма вероятно, что оно связано с наследованием женского пола преимущественно по материнской линии (материнский тип наследования) (Сэджер, 1966). Действительно, по полученным предварительным данным у ряда изученных гинодиэцичных видов численность женского пола в семенном потомстве женских особей первого поколения составила (в %): у *Salvia nemorosa* — 92, *Scabiosa ochroleuca* — 57.6, *Silene dichotoma* — 61, *Dianthus acicularis* — 74.4. Для семенного потомства первого поколения обоеполых особей получены совершенно иные данные. В этом случае численность женских особей в семенном потомстве составила соответственно (в %): у *Salvia nemorosa* — 20, *Scabiosa ochroleuca* — 0, *Silene dichotoma* — 3. Исследование данного вопроса продолжается.

Рассматривая полученные нами результаты по изучению половой структуры популяций гинодиэцичных видов лесостепи, мы склонны думать, что они вполне согласуются с мнением ряда авторов (Lewis, Crowe, 1956; Linnert, 1958; Connor, 1965, 1970; Jain, 1968; Ross, 1969; Крупнов, 1973) о генетической неоднородности явления гинодиэции. В этом плане лучше других изучено семейство губоцветных. Как показали исследования (Lewis, Crowe, 1956; Jain, 1968), гинодиэция у *Origanum vulgare* контролируется двумя доминантными генами, один из которых подавляет действие другого, вызывающего абортивиость пыльников. В роде *Salvia* система гинодиэции контролируется по-разному. Так, у *S. nemorosa* стерильность пыльников определяется доминантным геном F (Linnert, 1958), а у *S. sclarea* отмечено наличие цитоплазматической мужской стерильности (ЦМС) (Гостев, 1971). По мнению А. А. Гостева (1971), ЦМС свойственна и *Lavandula vera*. Эти примеры лишний раз свидетельствуют о многообразии генетического контроля не только в пределах одного семейства, но даже и в пределах одного рода. Пропорция мужских стерильных особей в популяции зависит от характера генетического контроля. Как показали расчеты (Ross, 1969; Ho Tai-Jing.Ross 1973, 1974; Lloyd, 1974а, б, в, 1975), доля мужских стерильных особей бывает наименьшей при дуплицированных генах, возрастает при дигенном контроле с рецессивным супрессором, еще больше увеличивается при моногенном контроле. Она становится наиболее высокой при дигенном контроле с взаимодействием.

Заключение

Половая структура популяций гинодиэцичных и истинно двудомных видов весьма разнообразна по количественным соотношениям половых форм, что свидетельствует о различном происхождении двудомности и ее генетической неоднородности в широком плане (включая и гинодиэцию). Однако у каждого отдельного вида пропорция женской формы в видовой популяции вполне определенна, фиксирована в узком пределе, представляет характерный видовой признак, устойчивый в географической перспективе. Констатировано явление «очаговости» женской формы в популяциях ряда гинодиэцичных видов — *Knautia arvensis*, *Stellaria graminea*, *Silene nutans* и др., проявляющееся в том, что женская форма распределена в популяции не диффузно, а как бы «очагами», или локусами, что придает популяции мозаичный характер. Возможно, что образование подобных очагов женской формы в популяции связано с материнским типом наследования женского пола в семенном потомстве первого поколения. Необходимы дальнейшие исследования наследования женского пола в семенном потомстве женских и обоеполых форм гинодиэцичных растений. Пока проведены первые эксперименты, давшие хорошие результаты. Обнаружены гинодиэцичные виды, весьма близкие или даже почти тождественные двудомным — *Arenaria longifolia*, *Gypsophila altissima*, *Seseli ledebourii*, ранее считавшиеся гермафродитными. Это позволяет предполагать возможность происхождения истинной двудомности через промежуточное звено (или этап) гинодиэции, а не только непосредственно из гермафродитизма или однодомности, как принято думать.

ЛИТЕРАТУРА

В е р е щ а г и н а В. А., Л. И. М а л а н и н а. (1974). О гинодиэции душицы обыкновенной. Биол. науки, 6. — В о л к о в и ч В. Б. (1971). К половому диморфизму дремы белой. Сообщ. Кабард.-Балкарск. отд. ВБО, 1. — В о л к о в и ч В. Б. (1972). Соотношение полов и особенности роста разнополых особей *Antennaria dioica* L. Бот. ж., 57, 10. — В о л к о в и ч В. Б. (1973). Соотношение полов в природных популяциях облепихи. Лесоведение, 1. — Г о г и н а Е. Е. (1970). О некоторых особенностях цветения тимьянов. Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 77. — Г о г и н а Е. Е. (1973). О наследовании женской двудомности у *Thymus loevyanus* Opiz. Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 88. — Г о г и н а Е. Е. (1975). Род чабрец (тимьян) — *Thymus* L. В кн.: Биологическая флора Московской области, 2. М. — Г о с т е в А. А. (1971). Мужская стерильность у шалфея мускатного. Тр. ВНИИЭМК, 3. — Д а р в и н Ч. (1948). Разные формы цветков у растений одного и того же вида. Собр. соч., 7. — З л о б и н а Л. М. (1967). Цветение и плодоношение тимьяна (*Thymus marschallianus* Willd.). В сб.: Ботаника. Исследования (Белорусск. отд. ВБО), 9, Минск. — К е р н е р А. (1900). Жизнь растений, 2. — К о ж и н А. Е. (1941). Вопросы выражения пола и многообразие сексуальных типов у цветковых растений. Ж. общ. биол., 2, 3. — К о р д ю м Е. Л., Г. И. Г л у щ е н к о. (1976). Цитоэмбриологические аспекты проблемы пола покрытосеменных. Киев. — К р у п н о в В. А. (1973). Генная и цитоплазматическая мужская стерильность растений. — М а к а р о в В. В. (1964). Некоторые особенности в биологии цветения мяты. Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 53. — М а к а р о в В. В. (1972). Дикорастущие мяты СССР. Автореф. канд. дис., М. — М а р к о в а С. А. (1968). Изучение полового диморфизма растений конского щавеля (*Rumex confertus* Willd.) в чистом его насаждении. Сб. кратких сообщ. Ботаника. Почвоведение. Вып. 1, Казань. — М о н ю ш к о В. А. (1937). Половые формы цветковых растений и закономерности в их географии и происхождении. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., сер. 1, 2. — Н е в е р о в а Л. А. (1971). Соотношение разнополых особей и содержание в них танидов у некоторых видов ивы в окрестностях Уральска. Раст. ресурсы, 7, 1. — П о н о м а р е в А. Н., Е. И. Д е м ь я н о в а. (1975). К изучению гинодиэции у растений. Бот. ж., 60, 1. — Р о з а н о в а М. А. (1935). Проблема пола у высших растений. В кн.: Теоретические основы селекции растений. М.—Л. — С э д ж е р Р. (1966). Гены вне хромосом. В кн.: Молекулы и клетки. М. — Т а х т а д ж я н А. Л. (1970). Происхождение и расселение цветковых растений. — Т о л м а ч е в А. И. (1959). Изучение флоры при геоботанических исследованиях. Полевая геоботаника, 1. — Т о л м а ч е в А. И. (1970) Богатство флор как объект сравнительного изучения. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 9. — A s s o u a d W., G. V a l d e y r o n. (1975). Remarques sur la biologie du thym *Thymus vulgaris* L. Bull. soc. France, 122. — C o n n o r H. E. (1965). Breeding systems in New Zealand grasses. VI. Control of gynodioecism in *Cortaderia richardii* (Endl.) Zotov. New Zealand J. Bot., 3, 4. — C o n n o r H. E. (1970). Gynodioecism in *Danthonia archboldii*. Austr. J. Bot., 18, 2. — C o r r e n s C. (1928). Bestimmung, Vererbung und Verteilung des Geschlechts nach neuen Versuchen mit höheren Pflanzen. Handb. Vererbung Wissenschaft, II. — H o T a i - J i n g, M. D. R o s s. (1973). Maintenance of male sterility in plant populations. II. Heterotic models. Heredity, 31, 2. — H o T a i - J i n g, M. D. R o s s. (1974). Maintenance of males and females in hermaphrodite populations. Heredity, 32, 1. — J a i n S. K. (1968). Gynodioecy in *Origanum vulgare*: computer simulation of a model. Nature, 217, 5130. — J a m p o l s k y C., H. J a m p o l s k y. (1922). Distribution of sex forms in the phanerogamic Flora. Bibl. Genetica, 3. — L e w i s D. (1942). The evolution of sex in flowering plants. Biol. Rev., 17, 1. — L e w i s D., L. C r o w e. (1956). The genetics and evolution of gynodioecy. Evolution, 10, 2. — L i n n e r t G. (1958). Kerngesteuerte Gynodioëzie bei *Salvia nemorosa* L. Zeitschrift Vererbungslehre, 89, H. 7. — L l o y d D. G. (1974a). Theoretical sex ratios of dioecious and gynodioecious angiosperms. Heredity, 32, 1. — L l o y d D. G. (1974б). Female-predominant sex ratios in angiosperms. Heredity, 32, 1. — L l o y d D. G. (1974b). The genetic contributions of individual males and females in dioecious and gynodioecious angiosperms. Heredity, 32, 1. — L l o y d D. G. (1975). The maintenance of gynodioecy and androdioecy in angiosperms. Genetica (Ned.), 45, 3. — M c C o m b J. A. (1966). The sex forms of species in the floral of the south-west of Western Australia. Austr. J. Bot., 14, 3. — M o e w u s F. (1947). Über morphologische Geschlechtsunterschiede bei *Valeriana dioica*. Zeitschr. Naturforsch., 26, 7—8. — P a r k i n J. (1952). The unisexual flower — a criticism. Phytomorphology, 2, 1. — P a r k i n J. (1957). The unisexual flower again — a criticism. Phytomorphology, 7, 1. — P u t r a m e n t A. (1962). Some observations on male sterility in *Geranium sylvaticum* var. *alpestre* Schur. Acta Soc. Bot. Polon., 31. — R o s s M. D. (1969). Digenic inheritance of male sterility in *Plantago lanceolata*. Canad. Journ. of Genetics and Cytology, 11, 3. — R o s s M. D. (1970). Evolution of dioecy from gynodioecy. Evolution (USA), 24, 4. — S c h u l z A. (1888). Beiträge zur Kenntnis der Bestäubungseinrichtungen und Geschlechtsverteilung bei den Pflanzen. Bibliotheca botanica, Abhandlungen aus den Gesammtgebieten der Botanik, 10, Cassel. — V a a r a m a A., O. J ä ä s k e l a i n e n. (1967). Studies on gynodioecism in the Finnish populations of *Geranium sylvaticum* L. Ann. Acad. Sc. Fennicae, ser. A, IV. Biologica, 108.

Пермский
государственный университет.

Получено 8 II 1978.

УДК 631.547.15 : 581.48 : 582.669.2

Л. И. Носова

ВСХОЖЕСТЬ СЕМЯН РАЗНОВОЗРАСТНЫХ ОСОБЕЙ *GYPSOPHILA CAPITULIFLORA* RUPR. (*CARYOPHYLLACEAE*)

L. I. N O S O V A. GERMINATION ABILITY OF SEEDS OF DIFFERENT AGE INDIVIDUALS OF *GYPSOPHILA CAPITULIFLORA* RUPR. (*CARYOPHYLLACEAE*)

Изучалась всхожесть семян разновозрастных особей распространенной на Памире (3700—4000 м над ур. м.) *Gypsophila capituliflora*. Изменения качества семян в онтогенезе особей качима головчатоцветкового оказались обратно пропорциональны изменениям величины семенной продуктивности материнских растений. Самые высокие всхожесть и энергия прорастания и наиболее короткий период прорастания семян были характерны для молодых генеративных растений, которые продуцируют небольшое число семян. Низким качеством отличались семена стареющих особей, для которых характерна наиболее высокая семенная продуктивность. Семена, продуцируемые старыми растениями, были хорошего качества.

Сведения о всхожести семян разновозрастных особей многолетних видов крайне редки в литературе и обычно касаются древесных растений. Мнения о влиянии возраста материнских особей на качество семян древесных растений достаточно противоречивы. По данным одних авторов, наиболее крупные семена, имеющие хорошую всхожесть, характерны для молодых деревьев (Тольский, 1950; Пихельгас, 1959; Воропанов, 1973), но наблюдениям других — самую высокую всхожесть имеют семена средневозрастных деревьев (Драгавцев, 1961), по результатам работ третьих — возраст деревьев не оказывает существенного влияния на всхожесть и энергию прорастания семян (Азниев, 1963, 1972; Савченко, Поджарова, 1974).

В 1972—1974 гг. в Памирском биологическом институте АН ТаджССР изучались семенная продуктивность и всхожесть семян разновозрастных особей качима головчатоцветкового *Gypsophila capituliflora*, который принадлежит к сем. *Caryophyllaceae* и представляет собой травянистый многолетник с древеснеющими подземными частями стеблей и широко распространенной в суровых условиях существования подушковидной формой роста, рассматриваемой рядом исследователей как особая жизненная форма (К. В. Станюкович, 1949; Меле, 1969; М. Б. Станюкович, 1971). Качим головчатоцветковый содержит тонизирующие вещества и является ценным лекарственным растением. Это типичный горный вид, ареал которого охватывает Памироалай, Тянь-Шань, Джунгарию и Кашгарию (Иконников, 1963). На Памире качим характерен для щебнистых склонов и днищ долин на высотах 3700—4000 м над ур. м. в поясе высокогорных пустынь. *Cypsophila capituliflora* — одно из наиболее долголетних растений Памира. Продолжительность жизни этого вида достигает, вероятно, 300—500 и более лет. Диаметр подушек колеблется от 2 до 40—50 см, высота вегетативной части составляет 2—4, генеративной — 4—20 см. На высоте 3900 м над. ур. м. особи качима начинают вегетировать в середине—конце мая. Цикл генеративных фаз развития продолжается с первой-второй декады июня до конца августа—середины сентября. Цветение и плодоношение приурочены к наиболее теплым месяцам — июлю и августу. Семенная продуктивность в годы с разными погодными условиями крайне изменчива и колеблется от 1 до 5000 семян на особь. Семена качима головчатоцветкового не имеют периода глубокого физиологического покоя и, как и у других видов этого рода (Янкулов, 1970), легко прорастают. Они хорошо прорастают при постоянной положительной (10—20°) температуре, могут прорастать при резкой смене температур и после стратификации (Свешникова, 1948; Стешенко, 1963; Иконников, Носова, 1967).

В восточноковыльково-качимовом сообществе на склоне северной экспозиции (3900 м над ур. м.) в долине р. Чечекты (бассейн р. Акбайтал)

среди генеративных особей качима на основании диаметра подушек и размеров их отмершей части были выделены 4 возрастные группы: молодые (диам. до 10 см), средневозрастные (диам. 10—20 см), стареющие (диам. 10—30 см, отмершая часть составляет до 20%) и старые растения (диам. более 20 см, а отмершая часть составляет до 50%). Здесь мы рассматриваем всхожесть семян, сформировавшихся у разновозрастных особей в необычно урожайном теплом и сухом 1973 г. Молодые особи качима продуцировали до 1500 полноценных семян, средневозрастные — до 2800, стареющие — до 4000, а семенная продуктивность старых растений достигала 1000 семян. Собранные семена в течение 11 месяцев хранились в комнатных условиях, затем взвешивались на торзионных весах (по 100 штук) и проращивались в лаборатории Памирской биостанции (+18—+25°) в чашках Петри между слоями влажной фильтровальной бумаги. В каждой возрастной группе растений было взято 5000 семян, т. е. 50 повторностей. Проращивались семена, сформировавшиеся у особей разной жизненности и на побегах разной длины. При проращивании семян определялись: 1) всхожесть (способность семян прорастать и давать нормальные проростки; по: Фирсова, 1955, 1969); 2) энергия прорастания (число семян, проросших в первые 7 дней); 3) период прорастания (число дней, в течение которых наблюдалось прорастание семян). Опыт продолжался в течение месяца. В первые 15 дней количество проросших семян подсчитывалось ежедневно в одни и те же сроки, в дальнейшем — через день. Непроросшие семена были, как правило, мягкими, начинали загнивать.

Для каждой выборки определены средняя арифметическая (M), среднее квадратическое отклонение (σ), коэффициент вариации (V), средняя ошибка средней арифметической ($m=\sigma/\sqrt{n}$) и показатель точности опыта (δ); степень достоверности разницы между средними арифметическими оценивалась критерием Стьюдента, который определяется по формуле

$$t_d = \frac{M_1 - M_2}{\sqrt{m_1^2 + m_2^2}}$$

(Вознесенский, 1969; Рокицкий, 1973).

Качество семян разновозрастных особей *Gypsophila capituliflora* оказалось различным. Самую высокую всхожесть (90%) и энергию прорастания (78%) имели семена молодых генеративных растений (см. таблицу). Семена стареющих растений были всхожими лишь на 68%, однако по энергии прорастания они мало отличались от семян средневозрастных

Всхожесть семян разновозрастных особей *Gypsophila capituliflora* (1973 г.)

Возрастное состояние генеративных особей	Лабораторная всхожесть, %					Энергия прорастания, %				
	M	σ	V	$\pm m$	δ	M	σ	V	$\pm m$	δ
Молодые	90.01	8.57	0.09	1.21	1.34	78.12	11.95	0.15	1.72	2.21
Средневозрастные	73.80	15.46	0.21	2.19	2.96	43.19	17.06	0.40	2.41	5.58
Стареющие	68.51	17.20	0.25	2.43	3.55	41.90	17.52	0.42	2.47	5.91
Старые	77.10	16.43	0.21	2.32	3.01	58.20	18.57	0.32	2.62	4.51

Продолжение

Возрастное состояние генеративных особей	Период прорастания, дни					Воздушно-сухой вес 1000 семян; мг				
	M	σ	V	$\pm m$	δ	M	σ	V	$\pm m$	δ
Молодые	12.51	3.54	0.28	0.50	4.00	563.18	67.11	0.12	9.49	1.68
Средневозрастные	16.29	4.95	0.30	0.70	6.13	552.81	62.13	0.11	8.78	1.58
Стареющие	17.80	6.11	0.34	0.86	4.85	537.20	59.42	0.11	8.40	1.56
Старые	15.91	5.90	0.37	0.83	5.24	500.30	47.22	0.09	6.67	1.33

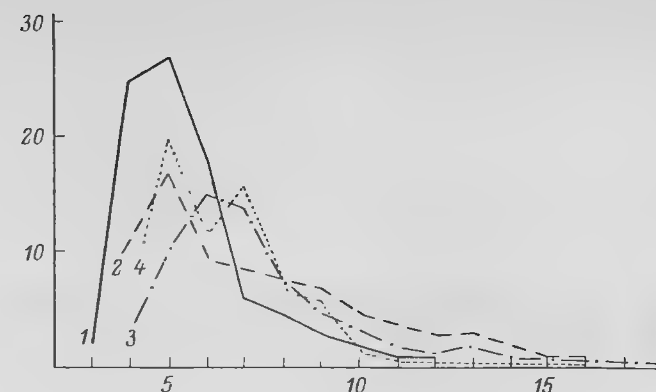


Рис. 1. Динамика прорастания семян разновозрастных особей *Gypsophila capituliflora*.

1 — молодые генеративные особи, 2 — средневозрастные особи, 3 — стареющие особи, 4 — старые генеративные особи.
На оси ординат — число проросших семян (%), *на оси абсцисс* — период прорастания (дни).

особей. Хорошим качеством обладали семена самых старых растений. Их всхожесть (77%) близка к всхожести семян средневозрастных растений, а энергия прорастания (58%) — значительно выше энергии прорастания семян, формирующихся у средневозрастных и стареющих растений.

Различна динамика прорастания семян разновозрастных особей (рис. 1). Первыми обычно прорастают семена молодых растений. Их прорастание начинается на 3-й день после замачивания, а основная масса семян прорастает на 4—6-й день. Период прорастания в среднем составляет 12 дней. Медленно и менее дружно идет прорастание семян средневозрастных и стареющих растений. Период их прорастания возрастает до 16—18 дней. У старых особей начало прорастания семян отмечалось на 4—5-й день после замачивания. Прорастали эти семена очень неравномерно, что отражает двувершинная кривая на рисунке. Период их прорастания составляет в среднем 16 дней.

Разницы средних арифметических всхожести, энергии и периода прорастания семян молодых и средневозрастных растений достоверны с вероятностью 99.9% (t_d=6.5, 11.8 и 4.4), всхожести и энергии прорастания семян стареющих и старых растений — с вероятностью 95% (t_d=2.6) и 99.9% (t_d=4.5). С вероятностью 99.9% (t_d=4.5, 6.3 и 3.5) достоверны разницы средних арифметических всхожести, энергии и периода прорастания семян молодых и самых старых растений. Разницы средних арифметических всхожести, энергии и периода прорастания семян средневозрастных и стареющих растений несущественны.

Как выяснилось, изменения качества семян в онтогенезе особей *Gypsophila capituliflora* обратно пропорциональны изменениям числа продуцируемых особями семян (рис. 2). Самую высокую всхожесть и наиболее короткий период прорастания имеют семена молодых генеративных растений, реальная семенная продуктивность[1] которых еще низка. У средневозрастных растений семенная продуктивность значительно возрастает, а всхожесть семян заметно снижается. Максимум генеративной активности характерен для стареющих особей, которые, как правило, формируют наибольшее число генеративных побегов и отличаются самой высокой семенной продуктивностью. Всхожесть семян, формирующихся у этих растений, оказалась самой низкой. У старых особей, которые продуцируют наименьшее число семян, всхожесть семян опять возрастает. Наиболее всхожие семена (80—90%) в группе старых растений обычно имели особи, продуцирующие наибольшее число семян (700—1000), а в группе молодых

[1] Под реальной семенной продуктивностью понимается число полноценных семян, продуцируемых особью качима.

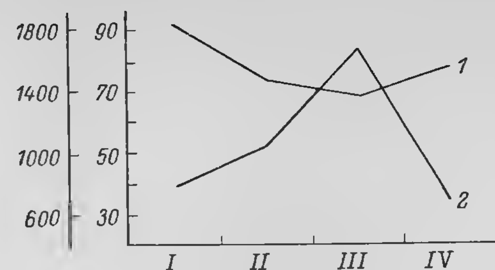


Рис. 2. Всхожесть семян и семенная продуктивность разновозрастных особей *Gypsophila capituliflora*.

1 — всхожесть семян, *2* — реальная семенная продуктивность. *На оси ординат* (левая шкала) — число продуцируемых полноценных семян (штук), *правая шкала* — число проросших семян (%); *на оси абсцисс* — возрастное состояние генеративных особей: *I* — молодые, *II* — средневозрастные, *III* — стареющие, *IV* — старые растения.

растений обнаружена противоположная тенденция: у особей высокой жизненности, продуцирующих 1000—1500 семян, всхожесть семян обычно снижалась (81—82%).

Зависимость между всхожестью семян качима и их весом пока установить трудно. Под влиянием экологических факторов и возраста материнских особей вес 1000 семян варьирует от 400 до 800 мг; высокую всхожесть могут иметь как самые крупные, так и очень мелкие семена. В пределах особи лучшую всхожесть обычно имели наиболее крупные семена независимо от их абсолютного веса. Вес продуцируемых особями семян, как и их всхожесть, не остается постоянным в онтогенезе: достигнув максимума у молодых растений, он постепенно снижается, оказываясь наименьшим у старых особей (см. таблицу). Разницы средних арифметических воздушно-сухого веса 1000 семян молодых и старых растений, средневозрастных и старых, стареющих и старых достоверны с вероятностью 99.9% (t_d=5.4, 4.8 и 3.4), молодых и стареющих — с вероятностью 95% (t_d=2.0). Несущественны разницы средних арифметических веса семян молодых и средневозрастных растений, средневозрастных и стареющих. По средним данным, наиболее высокая всхожесть отмечена у семян молодых растений, т. е. у самых крупных семян. В то же время высокую всхожесть имеют и самые мелкие семена, характерные для старых растений.

Разнокачественность семян разновозрастных особей качима, как показали исследования, проявляется также в характере влияния на всхожесть семян размеров генеративных побегов и сроков наступления фаз цветения и плодоношения. В группе молодых и средневозрастных растений самая низкая всхожесть (70—80% в группе молодых растений и 50—60% в группе средневозрастных) отмечалась в большинстве случаев у семян, созревших на низких генеративных побегах, которые всегда развиваются последними. У молодых растений высота этих побегов составляла 2—4.5, у средневозрастных — 1.5—4 см. У старых особей семена самого низкого качества (всхожесть 50—65%) обычно завязывались на побегах средней длины (4—9.5 см). У растений всех возрастных групп более высокую всхожесть обычно имели семена, развившиеся на побегах максимальной длины, которые всегда несут наибольшее число цветков и отличаются высокой продуктивностью.

Сроки наступления цветения и плодоношения, дружность вступления растений в эти фазы оказывают существенное влияние на качество семян. Самую высокую всхожесть, как и наибольший вес, обычно имеют семена, сформировавшиеся в цветках, которые раскрываются в первые дни фазы цветения. Их всхожесть может быть значительно выше всхожести семян, созревших в поздно раскрывшихся цветках. Так, семена средневозрастных особей, сформировавшиеся к 14 и 15 VIII 1973 в цветках, которые раскрылись первыми, имели всхожесть 80 и 90%, а семена тех же особей, созревшие к 21 и 24 VIII 1973, были всхожими лишь на 67 и 22%. Однако степень влияния на качество семян сроков наступления цветения и плодоношения в значительной мере определяется возрастными особенностями растений и неодинакова у особей выделенных возрастных групп. Наибольшее влияние сроки наступления цветения и плодоношения оказывают на качество семян молодых растений: в годы с поздним наступлением фаз цветения и плодоношения всхожесть семян этих растений может снижаться, по полу-

ченным данным, на 20—30%. В дальнейшем эта зависимость несколько ослабевает и качество семян старых растений, наиболее приспособленных к условиям среды, определяется сроками наступления цветения и плодоношения в значительно меньшей степени, чем у молодых.

Проявления возрастной гетероспермии безусловно не ограничиваются приведенными примерами. Они, вероятно, сложны и многообразны. Для выяснения этого требуются дальнейшие более глубокие исследования.

Таким образом, в онтогенезе особей *Cypsophila capituliflora* качество продуцируемых ими семян существенно изменяется. Изменения качества семян оказались обратно пропорциональны изменениям величины семенной продуктивности материнских растений. Наилучшим качеством обладали семена молодых генеративных растений, для которых всегда характерна невысокая семенная продуктивность. Семена молодых особей отличались высокой всхожестью (в среднем 90%), высокой энергией прорастания (в среднем 78%) и наиболее коротким периодом прорастания (в среднем 12 дней). Самым низким было качество семян стареющих особей, которые развивают максимальное количество генеративных побегов и продуцируют наибольшее число семян. Всхожесть этих семян в среднем составляла 68%, энергия прорастания — 42%, период прорастания — 18 дней. Хорошим оказалось качество семян самых старых, обычно малопродуктивных растений. Однако влияние возраста материнских растений на качество семян сложно, неоднозначно и порой трудно уловимо. Возрастные особенности растений проявляются не только в динамике прорастания семян, их всхожести и энергии прорастания, но и в степени влияния на качество семян как размеров генеративных побегов, так и погодных условий сезона вегетации. У молодых и средневозрастных особей самую низкую всхожесть обычно имели семена, созревшие на низких генеративных побегах, у старых особей — сформировавшиеся на побегах средней длины. Погодные условия сезона вегетации, сроки наступления цветения и плодоношения наиболее сильно влияли на качество семян молодых генеративных растений. Проявление возрастной гетероспермии наиболее существенно в благоприятные по погодным условиям годы. В годы с очень неблагоприятными погодными условиями развитие особей всех возрастов бывает крайне подавлено и влияние возрастных особенностей материнских растений на качество семян становится почти незаметным. Собирать семена качима головчатоцветкового лучше всего в теплые годы у молодых и средневозрастных растений.

ЛИТЕРАТУРА

Азниев Ю. Н. (1963). Качество семян сосны обыкновенной в насаждениях разного возраста. В кн.: Ботанические исследования, 5. — Азниев Ю. Н. (1972). Влияние возраста и положения дерева в древостое на урожай и качество семян. Лесовед. и лесное хозяйство, 5. — Вознесенский В. Л. (1969). Первичная обработка экспериментальных данных. — Воропанов П. В. (1973). Оценка материнских деревьев. — Драгавцев В. А. (1961). Динамика всхожести семян черного саксаула из возрастного, формового и экологического рядов. Отчетная научная конференция лесохозяйственного факультета КазСХИ, рефераты докладов, Алма-Ата. — Иконников С. С. (1963). Определитель растений Памира. — Иконников С. С., Л. И. Носова. (1967). Вопросы истории флоры Памира в связи с биологией прорастания семян. Пробл. бот., 9. — Меле Л. А. (1969). Особенности вторичного роста некоторых растений-подушек Восточного Памира. Автореф. канд. дис., Л. — Пихельгас Э. И. (1959). О зависимости качества семян сосны обыкновенной от возраста и места произрастания насаждения. Сб. научн. тр. Эстонской с/х академии по аграрному и лесному хозяйству, 6. — Рокицкий П. Ф. (1973). Биологическая статистика. — Савченко И. А., З. С. Поджарова. (1974). Влияние возраста материнских древостоев на качество семян и рост потомства сосны обыкновенной. В кн.: Лесохозяйственная наука и практика, 24. — Свешникова В. М. (1948). О всхожести семян растений высокогорных пустынь Памира. ДАН СССР, 61, 5. — Станюкович К. В. (1949). Растительный покров Восточного Памира. — Станюкович М. Б. (1971). Криофитные подушечники Памира. Автореф. канд. дис., Душанбе. — Стешенко А. П. (1963). Биология свежесобранных семян у растений высокогорий Памира. Бот. ж., 48, 7. — Тольский А. П. (1950).

Лесное семеноводство. — Фирсова М. К. (1955). Методы исследования и оценки качества семян. — Фирсова М. К. (1969). Семенной контроль. — Янкулов И. К. (1970). Биологические особенности семян *Gypsophila paniculata* L. и *G. altissima* L. Растит. ресурсы, 6, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 26 VI 1976.

УДК 539.22 : 634.0.232.4 : 582.475

А. С. Казанцева

ВЛИЯНИЕ ДЕРЕВЬЕВ НА СТРУКТУРУ ТРАВЯНО-КУСТАРНИЧКОВОГО ЯРУСА В НЕКОТОРЫХ ТИПАХ СОСНОВЫХ ЛЕСОВ

A. S. KAZANTSEVA. INFLUENCE OF TREES ON GRASS-UNDERSHRUB LEYER STRUCTURE IN SOME TYPES OF PINE FORESTS

Рассматривается влияние деревьев на структуру травяно-кустарничкового яруса в двух типах сосняков с использованием методики построения геометрической модели размещения деревьев по площади Фаликова. Установлено, что с увеличением кратности зон контакта структура травяно-кустарничкового яруса закономерно изменяется по ряду показателей.

Структура является одним из важнейших свойств каждого фитоценоза, поэтому изучению ее посвящены работы многих исследователей. В последнее время особое значение приобретает вопрос структурно-функциональной организации фитоценозов.

В структуре фитоценоза выражаются взаимоотношения между его компонентами, а эти взаимоотношения в свою очередь отражаются на характере размещения растений по площади. Известен ряд методов изучения характера размещения по площади: метод примыкающих квадратов (Василевич, 1972), метод популяционного поля (Любарский, 1976), метод подсчета числа особей, ближайших к случайной точке, и измерение расстояний между соседними особями (Ипатов, Тархова, 1975) и др. Изучая структуру лесных фитоценозов, мы поставили перед собой задачу — выявить закономерность размещения по площади деревьев и попытаться установить взаимосвязь между древесным и травяно-кустарничковым ярусами. Работа проводилась на территории Раифского лесничества Волжско-Камского государственного заповедника. Для исследования были взяты два типа леса: сосняк вейниковый и сосняк чернично-мшистый с елью.

В древесном ярусе сосняка вейникового преобладает сосна в I и II ярусах, имеется небольшая примесь березы и ели во II ярусе. Древостой разреженный, возраст сосны 80—90 лет. Кустарниковый ярус образован в основном *Cytisus ruthenicus*[1] и *Juniperus communis* с небольшой примесью *Euonymus verrucosa*, *Lonicera xylosteum*. Травяной покров представлен лесными злаками, лугово-лесным разнотравьем и небольшой примесью таежных элементов. Моховой покров выражен очень слабо. Почва песчаная дерново-подзолистая.

Сосняк чернично-мшистый с елью представлен сосной в возрасте 100—120 лет, елью 15—60 лет, которая входит в состав II яруса, и березой, входящей в I ярус. Кустарниковый ярус выражен слабо и состоит в основном из *Frangula alnus* и *Cytisus ruthenicus*. В травяном покрове преобладает *Vaccinium myrtillus*, *Molinia coerulea*, *Convallaria majalis*. Моховой покров сильно развит и образован зелеными мхами, в меньшем количестве — различными видами сфагнума.

[1] Названия растений даны по «Флоре средней полосы европейской части СССР» П. Ф. Маевского (1964).

Для изучения размещения деревьев по площади указанных фитоценозов нами была использована методика Л. Д. Фаликова (1976), позволяющая перейти от линейных методов учета к учету на площади. Эта методика связана с построением геометрической модели распределения деревьев по площади и в связи с этим — выявлением так называемых потенциальных площадей питания (ППП) деревьев. Каждому дереву соответствует некоторая площадь питания Z, которая выражается формулой $Z=f(d)$, где d — диаметр дерева на высоте 1.3 м. Принимается, что для любого дерева величина его ППП прямо пропорциональна площади его поперечного сечения

$$Z_i = td_i^2$$

и, кроме того, ППП каждого дерева имеет форму круга с центром на оси ствола.

Тогда из равенства

$$Z_i = td_i^2 = \pi r^2$$

определяется радиус круга, который и соответствует ППП дерева (t — площадь земли, приходящаяся на 1 дм^2 поперечного сечения ствола). Естественно, что ППП многих деревьев частично или полностью перекрываются. Такие перекрывающиеся площади названы зонами контакта. Части территории, покрытые площадями питания деревьев 1, 2, 3 и больше раз, называются зонами однократного, двойного и т. д. контактов и обозначаются $К_1$, $К_2$, $К_3$ . . . Территория, не занятая площадями питания, названа зоной нулевого контакта — $К_0$. В понятие контакта автор методики включает все формы взаимоотношений между деревьями, отражающиеся на их размещении.

В исследуемых нами типах леса были заложены пробные площади размером 3200 м^2 (40×80 м) и для каждой площади построены карты-модели размещения деревьев в масштабе 1 : 100 (на рис. 1 представлен фрагмент карты-модели размещения деревьев по площади). На картах для каждого дерева указаны вид, координаты центра основания ствола, кругами обозначены ППП.

Анализируя карты-модели, можно сделать следующие заключения.

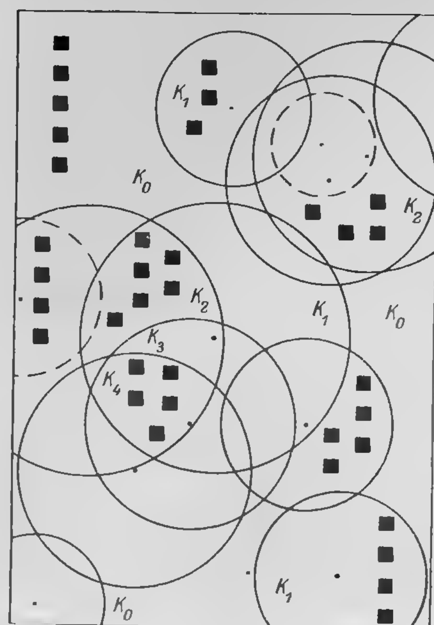
В сосняке вейниковом на площади отмечено 123 дерева, из них 84 сосны, 21 береза, 18 елей. Отмечается групповое распределение деревьев по площади. Довольно большая площадь занята зоной $К_0$. Площади питания многих деревьев частично или полностью перекрываются.

В сосняке чернично-мшистом на площади отмечено 211 деревьев, в том числе 102 ели, 29 берез и 4 дуба. Распределение деревьев по площади довольно равномерное. Площадь зоны $К_0$ значительно меньше. У большинства деревьев ППП также перекрываются.

Таким образом, на каждой пробной площади мы имеем наряду с зонами нулевого контакта ряд зон контакта разной кратности, причем имеются зоны контакта деревьев одного вида и нескольких видов. Следовательно, эти зоны должны быть разнокачественны и биологически, и экологически, а тогда естественно предположить, что в зоне $К_0$ и в зонах контакта разной кратности (одного вида и разных видов) структура травяно-кустарничкового яруса будет различаться.

Следует отметить, что сосна является слабым эдификатором и визуально нельзя уловить какой-либо разницы в развитии травяно-кустарничкового яруса в разных зонах. Но нельзя отрицать зависимости развития нижних ярусов от древесного, в данном случае — от сосны.

Работы по выяснению влияния деревьев на структуру травостоя проводились рядом исследователей (Лащинский, Гинзбург, 1972; Лащинский, 1975), причем устанавливалось влияние сосны на развитие травянистых видов в зависимости от величины расстояния от дерева. Однако в лесных сообществах с довольно большой плотностью древостоя трудно установить расстояние, на котором ослабевает или кончается влияние дерева на



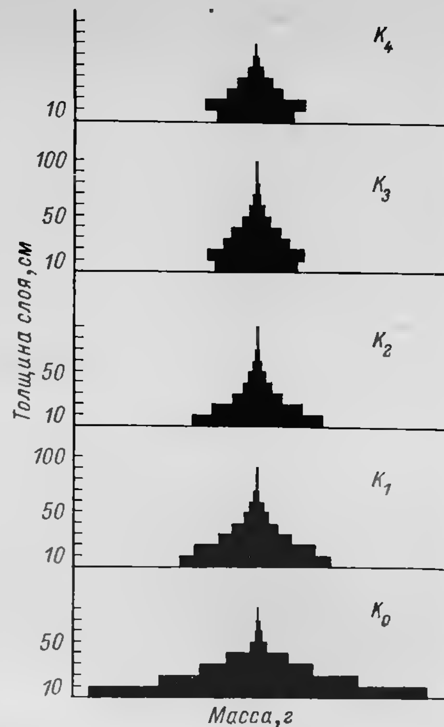


Рис. 1. Схема размещения раункиеровских площадок по зонам контакта (фрагмент карты-модели размещения деревьев по площади).

Сплошные линии — граница ШП сосны, *штриховые* — березы, *черные квадратики* — раункиеровские площадки.

Рис. 2. Распределение биомассы травянистых растений по слоям в зонах контакта разной кратности.

травостой. В таких случаях неизбежно сталкиваемся с перекрытием зон влияния других деревьев. Это как раз и выражается в образовании зон контакта.

Для проверки нашего предположения в ряде зон (нулевой и зонах контакта разной кратности) мы заложили по 30 рункиеровских площадок (рис. 1). При размещении площадок соблюдалось условие: площадки располагались внутри зоны, не касаясь границ зон, и на расстоянии 0.5—1.0 м от основания ствола дерева. Число площадок в каждой зоне от 3 до 6 в зависимости от размера ШП, а сумма всех площадок — 30. Таким образом, общая учетная площадь, характеризующая структуру травяно-кустарничковго яруса в той или иной зоне, составляла 3 м^2 (0.1 м^2×30). И кроме того, раункиеровские площадки в каждой зоне охватывали всю территорию пробной площади. На каждой площадке было учтено число видов травяного покрова, число побегов (общее и по видам), проективное покрытие, а в сосняке вейниковом определялись биомасса и распределение ее по слоям (каждые 10 см).

В таблице приведены данные, характеризующие структуру травяно-кустарничкового яруса в разных зонах. Из данных таблицы видно, что в сосняке вейниковом наибольшее число видов и число побегов на учетной площадке в зоне $К_0$. С увеличением кратности зон контакта эти показатели закономерно уменьшаются. То же самое отмечается и в отношении массы растений. В сосняке чернично-мшистом, как указано выше, на пробной площади много елей и довольно большая примесь березы. Следовательно, на этой площади имеются зоны контакта двух разных видов деревьев (ель—сосна, сосна—береза) и зона, связанная только с елью — $К_1Е$. Эти зоны отличаются от зон контакта сосны ($К_1С$—$К_2С$) как по числу видов, так и по числу побегов на учетной площадке, особенно зона $К_1Е$.

Некоторые показатели структуры травяно-кустарничкового яруса в разных зонах контакта

Зоны контакта	Число видов				Число побегов				Надземная масса, г	
	сосняк вейниковый		сосняк чернично-мшистый		сосняк вейниковый		сосняк чернично-мшистый		сосняк вейниковый	
	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	v	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	v	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	v	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	v	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	v
$К_0$	5.9±0.39	35.9	6.0±0.22	20.5	17.0±1.2	51.0	19.6±2.79	78.06	4.2±0.71	92.6
$К_1С$	4.7±0.31	35.1	5.0±0.30	32.8	14.0±1.5	57.6	18.0±2.10	65.6	2.66±0.49	81.6
$К_2С$	3.7±0.24	35.7	4.73±0.32	37.6	9.0±1.3	78.1	16.0±1.57	53.8	2.20±0.37	91.4
$К_3С$	3.5±0.29	35.5	4.0±0.42	50.3	7.5±0.66	38.3	11.4±1.73	72.9	2.10±0.20	48.1
$К_4С$	2.4±0.40	37.1			4.8±1.07	49.8			1.46±0.45	69.2
$К_1Е$			3.8±0.34	47.6			10.0±1.24	65.7		
$К_2Е$—С			4.3±0.25	32.3			13.0±1.18	49.7		
$К_2С$—Б			4.5±0.68	54.2			13.0±2.26	62.7		

Примечание. $\bar{x}$ — средяя арифметическая выборочной совокупности, $S_{\bar{x}}$ — средняя ошибка средней арифметической, v — коэффициент вариации.

Отличия в структуре проявляются и в распределении биомассы по слоям (рис. 2). Из рисунка видно, что в зоне $К_0$ основная масса связана с нижними слоями (0—10 и 10—20 см) и растения имеют сравнительно небольшую высоту. В зонах контакта разной кратности (от 1 до 4, при этом берутся зоны контакта только одного вида — сосны) наблюдаются увеличение высоты растений и более равномерное распределение биомассы по слоям.

Анализ вертикального распределения биомассы показывает, что травяно-кустарничковый ярус состоит в основном из низкорослых растений (*Veronica officinalis*, *Fragaria vesca*, *Viola arenaria*, *Luzula pilosa* и др.). Самые высокие — злаки (*Calamagrostis epigeios*, *C. arundinacea*, *Agrostis tenuis*). Они и принимают основное участие в сложении массы самых верхних слоев.

Таким образом, было установлено определенное различие в структуре травяно-кустарничкового яруса в разных зонах контакта. А это позволяет считать, что такие зоны действительно существуют и задача дальнейших исследований — выявление причин, обусловливающих различия в структуре травяно-кустарничкового яруса в зонах контакта.

ЛИТЕРАТУРА

Василевич В. И. (1972). Количественные методы изучения структуры растительности. Итоги науки и техники. Сер. Ботаника. 1. — Ипатов В. С., В. Н. Тархова. (1975). Количественный анализ ценотических эффектов в размещении деревьев по территории. Бот. ж., 60, 9. — Лащинский Н. Н. (1975). О влиянии деревьев на структуру травостоя в травяных борах Нижнего Приангарья. Бот. ж., 60, 12. — Лащинский Н. Н., Э. Х. Гинзбург. (1972). К методике определения влияния деревьев на структуру травяного покрова в парковых сосновых лесах Нижнего Приангарья. Изв. СО АН СССР, сер. биол. наук, 5, 1. — Любарский Е. Л. (1976). Ценопопуляция и фитоценоз. — Фаликов Л. Д. (1976). Модель размещения и сопряженности древесных видов в фитоценозе дубравы. Биота основных геосистем Центральной лесостепи.

Казанский государственный университет.

Получено 24 IV 1978.

УДК 582.89 (571.6)

Г. Н. Андреев, М. Н. Костоломов

ПЕРВАЯ НАХОДКА *CRYPTOTAENIA JAPONICA* HASSK. (*APIACEAE*) В МАТЕРИКОВОЙ ЧАСТИ СОВЕТСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

G. N. ANDREEV, M. N. KOSTOLOMOV. THE FIRST FIND OF *CRYPTOTAENIA JAPONICA* HASSK. (*APIACEAE*) IN THE CONTINENTAL PART OF THE SOVIET FAR EAST

Сообщается о первом обнаружении *Cryptotaenia japonica* Hassk. в материковой части советского Дальнего Востока. Дана характеристика местонахождений и популяций этого вида в окрестностях г. Владивостока. В связи с дизъюнктивным характером ареала *C. japonica* обсуждаются вопросы географии и систематики других представителей рода *Cryptotaenia* DC.

Во время экспедиции Полярно-альпийского ботанического сада в Приморский край в сентябре 1977 г. нами была встречена скрытница японская *Cryptotaenia japonica* Hassk. — многолетнее травянистое растение из семейства зонтичных, не вошедшее в «Определитель растений Приморья и Приамурья» (1966) и отмеченное ранее в пределах нашей страны лишь на юге Сахалина и Курильских о-вах. Таким образом, это первая находка данного вида на материковой части СССР.

М е с т о н а х о ж д е н и е: Приморский край, п-ов Муравьева-Амурского, в 20 км от центра Владивостока, берега и отмели р. Черной, впадающей в Амурский залив у ж.-д. ст. Океанская, в среднем и нижнем ее течении. Сборы производились 14 и 29 IX и 3 X 1977. Ниже описаны 4 участка где было встречено растение.

Первый участок площадью 2×5 м расположен вдоль зарастающей дороги на старую свалку в нарушенном лесу маньчжурского типа, более чем в 2.5 км от ст. Океанская. Расстояние до свалки около 30 м. Лес состоит из следующих основных пород: *Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb., *Fraxinus manshurica* Rupr., *Tilia amurensis* Rupr., *Ulmus laciniata* (Trautv.) Mayr, *U. japonica* (Rehd.) Sarg., *Alnus* sp., *Acer pseudosieboldianum* (Pax) Kom., *A. mono* Maxim., *A. barbinerve* Maxim.; в подлеске — *Lonicera maackii* Rupr., *Aralia mandshurica* Rupr. et Maxim., *Acanthopanax sessiliflorus* (Rupr. et Maxim.) Seem. Разнотравье богатое, с обилием *Sanicula chinensis* Bunge, *Veratrum nigrum* L. ssp. *maackii* (Regel) Kitam., а также с *Caulophyllum thalictroides* (L.) Michx. ssp. *robustum* (Maxim.) Kitam., *Dryopteris buschiana* Fomin, *Adiantum pedatum* L.

Собственно участок с *Cryptotaenia* находится у подножия старой многоствольной липы, в 10 м от небольшого ручья — притока р. Черной.

Приводим краткое описание растительности на этом участке. Общее покрытие — 90%. Вместе с *Cryptotaenia japonica* растут *Sanicula chinensis* (10% от общего покрытия, плодоносящая), *Diarrhena mandshurica* Maxim. (5%, пл.), *Galium dahuricum* Turcz. ex Ledeb. (5%, пл.), *Carex* sp. (5%, вег.). Остальные виды встречаются единично: *Viola acuminata* Ledeb. (пл.), *Adenocaulon adhaerescens* Maxim. (пл.), *Geranium* sp. (пл.), *Urtica angustifolia* Fisch. (незр. пл.), *Poa annua* L. (незр. пл.), *Polygonum* sp. (незр. пл.), *Veratrum nigrum* ssp. *maackii* (вег.), *Cacalia* sp. (вег.). Найдены также сеянцы *Ribes mandshuricum* (Maxim.) Kom., *Philadelphus tenuifolius* Rupr. et Maxim., *Acer mono*, *Tilia amurensis*, *Ulmus laciniata*, *Euonymus* sp., *Lonicera maackii.*

Cryptotaenia составляет 15—20% от общего покрытия, здесь мы нашли около 10 плодоносящих экземпляров и несколько десятков розеток молодых растений. Как правило, это одностебельные растения с 1—2 розетками возобновления.

Второй участок размером 10×15 м расположен на правом берегу р. Черной примерно в 100 м ниже по ручью от первого. Это галечник с мелкоземом и задернованные супеси по речной отмели, обрамленной кустами ив *Salix pierotii* Miq. и *S. triandra* L. ssp. *nipponica* (Franch. et Savat.) A. Skvorts., а также ольхи *Alnus* sp., заросшие травяной растительностью полусорного типа (общее покрытие 90%). Здесь обнаружены десятки плодоносящих особей скрытницы и сотни молодых розеток, составляющие в общей сложности 5% от общего покрытия.

В основном отмель заросла полынью *Artemisia stolonifera* (Maxim.) Kom. (20%, незр. пл.) и горцем *Polygonum* sp. (15—20%, цв. и незр. пл.). Среди подроста нескольких видов клена *Acer mono*, *A. mandshuricum* Maxim., *A. ginnala* Maxim. и др. и сеянцев *Schisandra chinensis* (Turcz.) Baill. здесь плодоносили единично встречающиеся *Adenocaulon adhaerescens*, *Impatiens noli-tangere* L., *Glycine soja* Sieb. et Zucc., *Heracleum moellendorffii* Hance, *Torilis japonica* (Houtt.) DC., *Arabis pendula* L., *Cucubalus japonicus* (Miq.) Worosch., *Plantago major* L., *Epilobium cylindrostigma* Kom., *Bidens frondosa* L., *Rumex* sp., *Trifolium* sp., *Setaria* sp., с незрелыми плодами были *Urtica angustifolia*, *Agrimonia japonica* (Miq.) Koidz., *Prenanthes tatarinovii* Maxim., *Galeopsis bifida* Boenn., *Stellaria* sp.; в фазе цветения и с незрелыми плодами — *Potentilla cryptotaeniae* Maxim., *Plectranthus excisus* Maxim.; вегетировали *Viola acuminata* (?), *Geum aleppicum* Jacq., *Ranunculus* sp., *Scirpus* sp., *Carex* sp., *Taraxacum* sp., Ситник *Juncus tenuis* (?) Willd. (5% общего покрытия) в основном находился в вегетативном состоянии, но кое-где цвел и плодоносил.

Примерно тот же, но несколько обедненный флористический состав отмечен на третьем участке, который находится на 200 м ниже по реке и представляет собой галечник по цепочке небольших островных отмелей с общим покрытием растительностью 10—20%. Суммарная площадь участка не более 20 м². Здесь найдены также *Erigeron canadensis* L., *Senecio viscosus* L., в большом количестве у самой воды произрастает *Bidens frondosa*, однако имеется лишь несколько особей *Cryptotaenia*.

Наиболее значительная популяция скрытницы японской (четвертый участок) находится в 300 м выше устья р. Черной (100—150 м ниже шоссе Артем—Владивосток, 200 м от ж. д.), т. е. на большом удалении от мест предыдущих находок. Это сырой и низкий левый берег реки под кронами деревьев — ясеня, ольхи, поросший кустарниками — жимолостью, ивами, а также невысоким подростом дуба и нескольких видов клена. Полный учет разнотравья здесь не производился, но были отмечены *Phryma leptostachya* L., *Impatiens glandulifera* Royle, *I. noli-tangere*, *Sanicula chinensis*, *Urtica angustifolia*, *Prenanthes tatarinovii*, *Adenocaulon adhaerescens*, *Geum aleppicum*, *Bidens frondosa*, *Polygonum* sp. div.

Популяция скрытницы здесь также разновозрастная, растения благодаря затенению и богатым почвам отличаются мощным развитием (высота стеблей 50—120 см). Дать оценку покрытия и количества особей на этом участке, представляющем собой полосу шириной в 10 и длиной свыше 100 м, затруднительно. На открытые места скрытница не выходит, а у самой воды вытесняется зарослями *Phragmites japonica* Steud. (?). Плодоносящие особи скрытницы имели каждая по 1—2 генеративных стеблей и по 1—3 молодых розеток возобновления. Плодоношение обильное, семена хорошо выполненные.

Условия произрастания скрытницы японской во всех описанных местонахождениях позволяют предположить, что популяция на р. Черной имеет заносное происхождение, однако для точного заключения необходимы дальнейшие наблюдения. Скрытница почти не проникает в устойчивые лесные ценозы, поселяясь вдоль дорог и тропинок, на речных берегах и обнаженных руслах. По устному сообщению П. Г. Горового, в островной части ареала скрытница приурочена к сходным местообитаниям. Представляется, однако, что вывод об антропохорной природе обследованного нами местонахождения был бы преждевременным. Характер местообитаний скрытницы в пойме р. Черной указывает на преобладание гидрохории среди способов расселения. Факторы же заноса зачатков этого вида на данную территорию требуют дополнительного изучения.

Наш гербарный образец Д. П. Воробьев определил как *C. japonica*. Он нашел это растение на о. Кунашир (Воробьев, 1956), подтвердив тем самым указания японских флористов для Южных Курил (Kudo, 1925, с. 270). На Сахалине японцы это растение не находили (Sugawara, 1937). Сейчас *C. japonica* указана для южной части острова (Определитель высших растений Сахалина и Курильских островов, 1974), а именно для Холмского р-на (Ворошилов, 1966).

В Гербарии БИН АН СССР (LE) хранятся всего два образца этого вида: 1. Сахалинская обл., Южно-Курильский р-н, о. Кунашир, окр. пос. Алехино, пихтовый лес, 14 IX 1956, Д. П. Воробьев; 2. Сахалин, Холмский р-н, падь Зыряновская, 13 VIII 1961, М. и Р. Пименовы.

По личному сообщению С. С. Харкевича, сборы *C. japonica* имеются в Гербариях ГБС АН СССР (MHA) и Биолого-почвенного института ДВНЦ АН СССР (VLA). В первом из них пять образцов: 1. Сахалин, Анивский р-н, близ Южно-Сахалинска, по дороге на р. Хомутовку, 21 VIII 1968, Е. М. Егорова, В. Ващак; 2. Сахалин, Невельский р-н, пос. Левецкое, долина реки, 21 IX 1973, В. М. Двораковская, Э. Д. Бокина; 3. Кунашир, Алехино, у дороги, 5 VIII 1961, В. Н. Ворошилов; 4. Кунашир, р. Тятина, в 2 км выше устья, в тенистом долинном ольшатнике, 24 VIII 1960, А. И. Шретер; 5. Кунашир, Алехино, пихтово-широколиственный лес, 14 IX 1956, Д. П. Воробьев; во втором — три образца: 1. Кунашир, Алехино, у дома, 30 VII 1962, В. А. Нечаев; 2. Кунашир, окр. Южно-Курильска, на лугу у склона сопки, среди кустарников, 3 VIII 1968, Н. Н. Гурзенков; 3. Кунашир, в широколиственном лесу, группами, 20 VIII 1968, Н. Н. Гурзенков. В Гербарии МГУ (MW) сборы этого вида отсутствуют.

Мы принимаем название *Cryptotaenia japonica* Hassk. согласно своду С. К. Черепанова (1973). Однако в обзорных работах (Hiroe, Constance, 1958, и др.) подчеркивается, что многие авторитетные исследователи (P. F. Siebold, J. G. Zuccarini, A. R. Franchet, L. Savatier, A. Gray, F. Miquel) не различали *C. japonica* и *C. canadensis* (L.) DC. Есть даже указания, что род *Cryptotaenia* наряду с *Caulophyllum*, *Dicentra*, *Panax* — это «старые ветераны», абсолютно обособленные и не имеющие сомнительных видов (Fernald, 1924). Традиция различения идет от японских ученых (H. Hara, Y. Yabe, J. Ohwi). Вместе с тем в работе, посвященной зонтичным Японии (Hiroe, Constance, 1958, с. 32), написано: «Мы не нашли никаких существенных различий между растениями с обоих континентов». В Гербарии БИН АН СССР можно наблюдать явное габитуальное несходство образцов Японии и образцов из Монреаля и Пенсильвании. Учитывая полиморфизм вегетативных органов у зонтичных, трудно решить, достигают ли эти различия видового ранга. По В. Н. Ворошилову (1966), *C. japonica* от *C. canadensis* отличается сидячими надрезанно-зубчатыми (а не черешчатыми, глубоко двувырезными) листочками, наличием обертки и заметными зубцами чашечки. Однако мы наблюдали на живом материале, что изредка встречаются и черешчатые, и двувырезные листочки.

Следует все же отметить огромный разрыв ареала *Cryptotaenia canadensis* s. l.: от островов Хонсю, Хоккайдо и Кюсю (Hiroe, Constance, 1958) она не встречается до востока Северной Америки. В западных штатах Канады и США она отсутствует, но обильна в богатых низменных лесах Квебека и Онтарио (Macoun, 1883); область ее распространения доходит через Нью-Брансвик до Южной Дакоты, Миссури, Джорджии и Техаса (Britton, Brown, 1936). Западная граница ареала — штаты Манитоба, Небраска, Техас (Mathias, Constance, 1944—1945). Американские ботаники (Coulter, Rose, 1900; Britton, Brown, 1936, и др.) этот вид преимущественно рассматривают как *Deringa canadensis* (L.) Kuntze (вид монотипного рода *Deringa* Adans.). Последнее название приоритетно (1763), однако *Cryptotaenia* DC. (1829) есть nomen conservandum.

Род *Cryptotaenia* вообще чрезвычайно интересен своим географическим распространением, которое иногда даже называют «курьезным» (Jacques-Felix, 1970 с. 46). Виды этого рода, помимо названных районов, встречаются в Закавказье (Абхазия), Италии (Калабрия и отдельные пункты центральной Италии — Fiori, Paoletti, 1895—1904), на Канарских о-вах и в Камеруне, а также в отдельных пунктах Восточной Африки, причем дизъюнкции ареала свойственны всем секциям, которые иногда возводятся в ранг родов: Италия и Кавказ (*Lereschia* Boiss.), Канарские о-ва и Африка (*Afrosciadium* Wolff.). Любопытно, что *C. africana* (Hook. f.) Drude имеется в Камеруне и Сомали, но отсутствует в Эфиопии (Jacques-Felix, 1970). Может быть, такие разрывы ареала объясняются древностью рода, его аркто-третичным генезисом (Constance, 1972), но нельзя исключать и возможности заноса.

Род охватывает всего 4—5 видов (в зависимости от признания *C. japonica*). На территории СССР растет также скрытница Флао (*Cryptotaenia flahaultii* (Woron.) K.-Pol. — Шишкин, 1950), имеющая североколхидский тип ареала (Гроссгейм, 1967). *C. flahaultii* населяет тенистые влажные ущелья лесного пояса, растет единичными экземплярами или небольшими группами в ущелье Маджарки и долине Кодора (Колаковский, 1948). Скрытница из Италии во «Flora Europaea» (Tutin, 1968а) выделена в род *Lereschia* Boiss. (*L. thomasii* (Ten.) Boiss.), причем этот род считается ближе к монотипному роду *Petagnia* Guss. из северной Сицилии, чем к *Cryptotaenia*. Поскольку скрытница Флао имеет сильно сжатые с боков плодики и другие признаки, сближающие ее с *L. thomasii*, ей, возможно, следовало бы вернуть название *Lereschia flahaultii* Woron. и тогда растения с Дальнего Востока оказываются единственными представителями рода *Cryptotaenia* в СССР.

Нужно заметить, что *C. japonica* культивируется в странах Восточной Азии как овощное растение (Useful Plants of Japan. . ., 1895; Hiroe, Constance, 1958) и, вероятно, во многих местах натурализуется. В частности, этот вид встречается в китайских провинциях Цзянси, Хубэй, Гаундун и отмечен для Ханчжоу провинции Чжецзян (Yabe, 1902). О восточноамериканской скрытнице сообщается (Moldenke, 1949), что у нее съедобны корни, молодые стебли и листья — они идут в супы и салаты, на приготовление пищевого крахмала и приправ (Schery, 1954). Культивируемые формы достигают большого размера, имеют прямостоячий стебель, тогда как у дикорастущих растений признаки крайне изменчивы и наблюдается тенденция к формированию стелющегося стебля (Imazu, Oda, 1964). Иногда японские исследователи выделяют разновидности или формы *C. japonica*: f. *atropurpurea* (Makino) Ohwi, f. *dissecta* (Yabe) Hara, f. *warabiana* (Makino) Hara (Hara, 1954).

Не являясь специалистами по систематике и географии зонтичных, мы хотели бы только привлечь внимание к роду *Cryptotaenia* с его необычным ареалом, причины возникновения которого еще нуждаются в выяснении. Интересно отметить, что около 1890 г. (Hayek, 1908—1911) *C. canadensis* s. l. (incl. *C. japonica*) была найдена одичавшей в районе Граца (австрийская провинция Штирия) и Т. Тьютин во «Flora Europaea» (Tutin, 1968б) также приводит *C. canadensis* в качестве натурализовавшейся в Штирии, что свидетельствует о достаточно широкой экологической амплитуде этого вида.

За содействие в определении дальневосточных видов растений, и в частности образцов *Cryptotaenia*, а также за ценные советы и замечания по данной работе мы выражаем искреннюю признательность сотрудникам Биолого-почвенного института ДВНЦ АН СССР, в особенности С. С. Харкевичу, Д. П. Воробьеву и П. Г. Горовому.

ЛИТЕРАТУРА

Воробьев Д. П. (1956). Материалы к флоре Курильских островов. Тр. ДФ АН СССР, сер. бот. 3, 5. — Ворошилов В. Н. (1966). Флора Советского Дальнего Востока. — Гроссгейм А. А. (1967). Флора Кавказа, 7. — Колаковский А. А. (1948). Флора Абхазии, 3. — Определитель высших растений Сахалина и Курильских островов. (1974). — Определитель растений Приморья и Приамурья (1966). — Шишкин Б. К. (1950). *Cryptotaenia* DC.

Флора СССР, XVI. — Britton N. L., A. Brown. (1936). An illustrated flora of the Northern United States, Canada and British possessions, 2. — Constance L. (1972). Distributions patterns of Japanese-American *Umbelliferae*. In: A. Graham (ed.). Floristics and paleofloristics of Asia and Eastern North America. — Coulter J. M., J. N. Rose. (1900). Monograph of the North American *Umbelliferae*. Contr. U. S. Nat. Herb., 7, 1. — Fernald M. L. (1924). Isolation and endemism in northeastern America and their relation to the age-and-area hypothesis. Amer. J. Bot., 11. — Fiori A., G. Paoletti. (1895—1904). Iconographia Florae Italicae. — Hara H. (1954). Enumeratio spermatophytarum japonicarum. — Hayek A. v. (1908—1911). Flora von Steiermark, 1. — Hiroe M., L. Constance. (1958). *Umbelliferae* of Japan. — Imazu T., Y. Oda. (1964). The morphological and ecological studies on the cultivated and wild Mitsuba, *Cryptotaenia japonica* Hassk. J. Japan. Soc. Hort. Sci., 33, 2. — Jacques-Felix H. (1970). Contribution a l'étude des Umbellifloreae du Cameroun. Adansonia, sér. 2, 10, 1. — Kudo Y. (1925). The vegetation of Yezo. Jap. Journ. Bot., 2, 4. — Macoun J. (1883). Catalogue of Canadian plants,1. — Mathias M. E., L. Constance. (1944—1945). *Umbelliferae*. In: North Am. Flora, 28B, 1. — Moldenke H. N. (1949). American wild flowers. — Schery R. W. (1954). Plants for man. — Sugawara S. (1937). Plants of Saghalien. — Tutin T. G. (1968а). *Lereschia* Boiss. In: Flora Europaea, 2. — Tutin T. G. (1968б). *Cryptotaenia* DC., ibidem. — Useful Plants of Japan described and illustrated. (1895). — Yabe Y. (1902). Revisio Umbelliferarum japonicarum. J. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokyo, 16, 2.

Полярно-Альпийский
ботанический сад
Кольского филиала АН СССР,
Кировск.

Получено 3 VII 1978.

УДК 582.28 (470.325)

Э. П. Беденко

КРАТКИЙ ОБЗОР МАКРОМИЦЕТОВ ЛЕСОВ И СТЕПЕЙ БЕЛГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ

E. P. BEDENKO. BRIEF SURVEY OF MACROMYCETES IN FORESTS AND STEPPES OF BELGOROD DISTRICT

Впервые выявлен и исследован видовой состав макромицетов основных растительных сообществ Белгородской обл.

Обнаружено 530 видов из 93 родов и 26 семейств. Преобладают агариковые грибы (454 вида), из гастеромицетов на исследуемой территории обнаружено 76 видов. Изучен видовой состав макромицетов основных растительных сообществ — лесов и степей Белгородской обл., выделены их специфические виды. Особый интерес представляют шляпочные грибы меловых местообитаний. Проведен экологический анализ исследуемых макромицетов. Впервые в литературе приводятся сведения о симбионтах *Pinus cretacea* Kalenicz. Исследуемая флора грибов характеризуется как голарктическая.

Белгородская обл. находится в центре Восточно-Европейской (Русской) равнины. Территория ее площадью 27.1 тыс. км^2 расположена на южных и юго-восточных склонах Средне-Русской возвышенности. Основные геологические породы представлены мощными пластами известняков, мела, мергелей. В четвертичный период территория исследуемого региона не была покрыта ледником. Белгородская обл. интересна тем, что в настоящее время здесь проходит граница лесостепи и степи, широко распространена экстразональная и интразональная растительность.

Широколиственные леса образованы мезофитными кленово-липовыми дубовыми лесами, зачастую расположенными на меловых подпочвах. Из мелколиственных встречаются березовые и осиновые леса. Хвойные леса представлены сосняками на первичных речных террасах, реликтовыми меловыми борами и искусственными сосновыми лесами.

На севере области расположены луговые степи (Ямская целинная заповедная степь и отдельные участки степи, разбросанные в виде пятен).

На юге преобладают разнотравно-ковыльные степи («Гнилая балка» в Вейделевском р-не). Особый интерес представляют петрофитные (кальцефитные) степи на меловой и известняковой подпочвах (выходы мела в самой верхней части бассейна Северного Донца и по рекам Оскол, Тихая Сосна и Девица), где распространены восточные (монголо-сибирские) виды и среднерусские эндемы высших растений.

Материалом для данного сообщения послужили исследования флоры макромицетов (порядок *Agaricales* s. l., группа порядков *Gasteromycetes*), проведенные на территории Белгородской обл. в период экспедиционных поездок в мае—октябре 1976—1978 гг.

До начала наших исследований планомерным изучением флоры макромицетов на территории данного региона никто не занимался. Нами проводились сбор и исследования макромицетов во всех основных растительных ассоциациях, ботанико-географическая характеристика которых была дана В. Н. Сукачевым (1903), Н. А. Прозоровским (1929, 1949), Б. М. Козо-Полянским (1931), В. В. Алехиным (1934), Г. Э. Гроссетом (1935), А. Р. Мешковым (1948), Е. М. Лавренко и В. Б. Сочавой (1956) и обобщена Н. А. Антимоновым (1959) в книге «Природа Белгородской области».

В литературе имеются данные о макромицетах на известковых и силикатных почвах (Moser, 1960; Svrček, 1960; Kubička, 1975, 1976), однако исследование их на меловых местообитаниях в качестве материнской породы до сих пор не проводилось.

Всего на территории области собрано 530 видов из 93 родов и 26 семейств. Среди них преобладают агариковые грибы (454 вида); гастеромицетов обнаружено 76 видов.

Экологический анализ (см. таблицу) показал, что преобладают сапротрофы, на втором месте — микоризообразователи, на третьем — ксилотрофы.

Распределение видов макромицетов по систематическим и экологическим группам

Систематическая группа	Число видов					
	гумусовые сапротрофы	микоризообразователи	ксилотрофы	подстилочные сапротрофы	прочие	всего
Класс *Basidiomycetes*						
Порядок *Agaricales* s. l.	141	158	62	60	33	454
Группа порядков *Gasteromycetes*	55	6	10	—	5	76
Всего видов	196	164	72	60	38	530
В процентах от общего числа	36.98	30.94	13.59	11.32	7.17	100

Примечание. К прочим отнесены бриотрофы, карботрофы, копротрофы, микотрофы, встретившиеся в количестве 1—5 видов.

Наиболее разнообразен и многочислен видовой состав грибов широколиственных, в основном дубовых лесов, в которых обнаружено 248 видов, из них 101 вид — микоризообразователи. Микоризные связи установлены как на основе личных наблюдений в природе, так и по литературным данным (Trappe, 1962). Из симбионтов дуба наиболее часты *Boletus calopus* Fr.,*[1] *B. edulis* Fr. f. *quercicola* Vassilk., *B. erytropus* (Fr.) Secr.*, *B. fechtneri* Velen.*, *B. fragrans* Vitt.*, *B. impolitus* Fr.*, *B. luridus* Fr., *B. rhodopurpureus* Pers.*, *B. queletii* Schulz., *B. radicans* Fr.*, *Cortinarius guttatus* R. Hry.*, *C. rufoolivaceus* Fr.*, *Russula melliolens* Quél., *Lactarius quietus* (Fr.)

[1] Звездочкой отмечены виды меловых местообитаний; двумя звездочками отмечены виды, ранее не известные в СССР.

Fr., *L. pyrogalus* (Fr.) Fr., *Scleroderma aurantium* Pers., *Xerocomus rubellus* (Krombh.) Mos., *X. subtomentosus* (Fr.) Quél. Специфическими для дубрав оказались *Amanita caesarea* (Fr.) Pers. et Schw., *Boletus satanas* Lenz.*, *Gymnopilus satur* Kuehn.*, *Cortinarius pseudocolus* Mos.**, *Russula romellii* R. Mre.*, *R. smaragdina* Quél.**, *R. vinosopurpurea* J. Schaeff.*, *Lactarius acerrimus* Britz.*, *L. acris* (Fr.) S. F. Gray*, *L. blennius* (Fr.) Fr.*.

В мелколиственных лесах собраны представители 97 видов, 46 из них — микоризообразователи. Из «верных» симбионтов березы встречаются *Leccinum scabrum* (Fr.) S. F. Gray, *L. testaceoscabrum* (Secr.) Sing., осины — *L. aurantiacum* (Fr.) S. F. Gray. В сосняках на песке обнаружено 209 видов, из них микоризообразователей — 76. Специфическими оказались *Boletus edulis* Fr. f. *pinicola* (Vitt.) Vassilk., *Gyroporus castaneus* (Fr.) Quél., *Phylloporus rhodoxanthus* (Schw.) Bres., *Hygrophorus capreolarius* Kalchb., *Tricholoma malluvium* (Fr.) Sacc., *Russula font-queri* Sing., *Lactarius salmonicolor* Heim et Lecl.**.

Сосняки на мелу («меловые боры») представляют особенно большой интерес для науки, так как сосна меловая — реликт третичного периода (Доронин, 1973), растет на меловой подпочве и имеет большое значение в лесной практике для облесения меловых склонов. В борах на мелу были собраны представители 69 видов, из них 11 — микоризообразователи. Часто встречаются *Gomphidius roseus* Fr., *Russula delica* Fr., *R. emetica* (Fr.) S. F. Gray, *R. sardonia* Fr., *Amanita inaurata* Secr.*, *A. strobiliformis* (Vitt.) Quél.*. Наблюдения в природе позволяют предположить, что *Russula purpurascens* Bres.*, *R. torulosa* Bres.**, *Lactarius cilicioides* Fr.*, *L. sanguifluus* Fr.*, собранные в сосняках на мелу (Бекарюковский бор), являются микоризообразователями сосны меловой.[2]

Флора макромицетов искусственных сосновых лесов оказалась богаче, чем в естественных сосняках, что объясняется действием антропогенного фактора. Здесь обнаружен 241 вид, из них микоризообразователей — 84. Наиболее часты *Suillus granulatus* (Fr.) Kuntze, *S. luteus* (Fr.) S. F. Gray, *Lactarius deliciosus* (Fr.) S. F. Gray var. *pini* Vassilk., *Rhizopogon roseolus* (Cda.) Th. M. Fr., *Scleroderma aurantium* Pers.

Группа ксилотрофов включает 72 вида. Из разрушителей дубовой древесины часто встречаются *Pleurotus dryinus* (Fr.) Kumm., *Panus conchatus* (Fr.) Fr., *P. rudis* Fr., *Lentinellus cochleatus* (Fr.) Karst. (всего 30 видов). На сосновой древесине собраны *Lentinus lepideus* (Fr.) Fr., *Paxillus atrotomentosus* (Fr.) Fr., *Pluteus atromarginatus* (Konrad.) Kuehn., *Pholiota flammans* (Fr.) Kumm., *Hypholoma fasciculare* (Fr.) Kumm., *H. sublateritium* (Fr.) Quél. Лишь два вида из группы ксилотрофов — *Armillariella mellea* (Fr.) Karst. и реже *A. tabescens* (Fr.) Emel. — паразиты, приносящие немалый вред лесу.

Роль минерализаторов лесной подстилки выполняют подстилочные сапротрофы, развивающиеся на перезимовавших и не потерявших своей структуры листьях и хвое прошлого года: *Clitocybe candicans* (Fr.) Kumm., *Mycena pura* (Fr.) Kumm., *M. purpureofusca* Peek. и др. — в лиственных лесах; *Collybia peronata* (Fr.) Sing., *Mycena rosella* (Fr.) Kumm., *M. aurantiomarginata* (Fr.) Quél., *M. polygramma* (Fr.) S. F. Gray и др. — в хвойных лесах. На втором нижнем слое подстилки, достаточно хорошо разложившемся, нами собраны *Clytocybe dealbata* (Fr.) Kumm., *C. gibba* (Fr.) Kumm., *C. butyracea* (Fr.) Quél., *C. cookei* (Bres.) S. D. Arnold, *Cystoderma amiantinum* (Fr.) Fay., *C. granulosum* (Fr.) Fay., *Lepiota clypeolaria* (Fr.) Kumm. и др. — в лиственных лесах и *Mycena viscosa* (Secr.) Maire, *Clitocybe brumalis* (Fr.) Kumm., *C. odora* (Fr.) Kumm., *Cystoderma carcharias* (Pers. et Secr.) Fay. и др. — в хвойных лесах.

В луговых степях (Ямская целинная заповедная степь) обнаружено 110 видов макромицетов, в разнотравно-ковыльной степи («Гнилая балка») — только 64, что объясняется уменьшением осадков и влажности почвы с севера на юг и различным типом степной растительности. Видовой

---

[2] Литературные данные о микоризе сосны меловой отсутствуют.

состав макромицетов заповедной целинной степи богаче, чем на участках, используемых под выпас и косьбу, что соответствует данным С. П. Вассера и И. М. Солдатовой (1977). Характерной экологической группой степных макромицетов являются гумусовые сапротрофы (95 видов). При этом преобладают по числу видов роды *Agaricus*, *Lepiota*, *Marasmius*. Специфическими видами луговых и разнотравно-ковыльных степей оказались макромицеты: *Agaricus tabularis* Pk., *Amanita vittadinii* (Mor.) Vitt., *Pleurotus eryngii* (Fr.) Quél., *Endoptichum agaricoides* Czern., *Calvatia cyathiformis* (Bose) Morg., *Bovista pila* Berk. et Curt., *Bovista verrucosa* (Cunn.) Cunn., *Geastrum asperum* Mich. и *G. hungaricum* Hollós.

Специфичен видовой состав макромицетов петрофитных (кальцефитных) луговых степей на меловой подпочве. На выходах мела в тимьянниках были обнаружены гастеромицеты: *Tulostoma volvulatum* Borsze *, *Calvatia cretacea* (Berk.) Lloyd, *Lycoperdon umbrinum* Pers. var. *atropurpureum* Vitt.*, *Bovista purpurea* Lloyd, *Bovistella radicata* (Dur. et Mont.) Pat., *Tulostoma brumale* Pers.*, *T. fimbriatum* Fr., *T. granulosum* Sev., *T. squamosum* Pers., *Geastrum asperum* Mich., *Astraeus hygrometricus* (Pers.) Morg.

Исследованная флора макромицетов лесов и степей Белгородской обл. характеризуется как голарктическая, богатство видового состава ее объясняется разнообразием природных условий и многообразием растительных группировок.

ЛИТЕРАТУРА

Алехин В. В. (1934). Центрально-черноземные степи. — Антимонов Н. А. (1959). Природа Белгородской области. — Вассер С. П., И. М. Солдатова. (1977). Высшие базидиомицеты степной зоны Украины. — Гроссет Г. Э. (1935). О возрасте реликтовой флоры равнинной Европейской части СССР. Землеведение, 38, 3. — Доронин Ю. А. (1973). Меловые боры Средне-русской возвышенности и Донецкого кряжа. Канд. дис. Воронеж. — Козо-Полянский Б. М. (1931). В стране живых ископаемых. — Лавренко Е. М., В. Б. Сочава. (1956). Растительный покров СССР, I. — Мешков А. Р. (1948). Очерк истории изучения флоры и растительности Средне-Русской возвышенности. Изв. Воронежск. гос. пед. инст., 9, 2. — Прозоровский Н. А. (1929). К изучению растительности Ямской степи. — Прозоровский Н. А. (1949). Очерк растительного покрова центрально-черноземных областей. Вопросы географии, 13. — Сукачев В. Н. (1903). Очерк растительности юго-восточной части Курской губернии. — Kubička J. (1975). Mykoflora des Naturschutzgebietes «Vyšenské kopce» bei Český Krumlov. Česka mycologie, 1. — Kubička J. (1976). Zweiter Beiter Beitrag zur Mycoflora der sübdohmischen Kalksteingebiete (Hügel Ostry bei Domanice, Kreis Strakonice). Česka mycologie, 30. — Moser M. (1960). Die Gattung Phlegmacium (Schleimkopfe). Die Pilze Mitteleuropas. 4. Bad Heildrunn. — Svrček M. (1960). A mycological reviem of the mycoflora of the Karlštejn District (Central Bohemia) Nastin mycoflory Karlštejnska. Česka mycologie, 2. — Trappe I. M. (1962). Fungus Associates of ectotrophic mycorrhize. Bot. Rev., 28, 4.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 21 IX 1978.

УДК 581.9 (571.1/.5)

Н. С. Водопьянова

НОВИНКИ ВО ФЛОРЕ СРЕДНЕЙ СИБИРИ

N. S. VODOPYANOVA. NEW FINDS IN THE FLORA OF MIDDLE SIBERIA

Сообщается о 32 новых и редких для Иркутской обл. и Средней Сибири видах. Три вида из сем. *Hydrocharitaceae* Aschers. собраны далеко за пределами ареала.

Ботанические исследования последних трех лет, проводившиеся на юге Средне-Сибирского плоскогорья, позволили выявить новые и редко встречающиеся на этой территории виды растений. Многие из них широко

распространены в прилегающих к плоскогорью с юга и востока горных районах. Найдено также несколько видов, новых для Средней Сибири.[1]

Настоящий список составлен на основании сборов, сделанных главным образом летом 1977 г. на крайнем севере Иркутской обл., в окрестностях селений Ербогачен и Наканно Катангского р-на.[2] Кроме того, в список включены виды, обнаруженные при обработке коллекций ботаников, гербаризировавших в других местах плоскогорья. В сборе растений участвовали ботаники Сибирского института физиологии и биохимии растений (СИФИБР, г. Иркутск) Н. С. Водопьянова, Р. Е. Крогулевич и студенты Иркутского сельскохозяйственного института С. Н. Третьяков и П. Г. Чиликанов. Для растений, собранных группой СИФИБР, год сбора и фамилии коллекторов не указываются.

1. *Lycopodium dubium* Zoega — *L. pungens* La Pyl. ex Iljin. Гипоарктo-монтанный вид. Широко распространен в горных районах Средней Сибири. На Плато отмечается впервые.

Ербогачен, в лиственничном мохово-бруснично-багульниковом лесу, 13 VII, № 664; Наканно, 18 VIII, № 1415.

2. *Selaginella rupestris* (L.) Spring — *S. sibirica* (Milde) Hieron. Растение каменистых субстратов бореальной зоны. Встречается около Байкала, а также к северу и востоку от него. На Плато прежде не отмечалось. Ближайшие известные местонахождения — в Оленекском и Верхне-Ленском районах Якутии.[3]

Наканно, на сухом каменистом склоне среди соснового леса, 6 VIII, № 1214.

3. *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. — *L. dahurica* Turcz. Приведенные ниже местонахождения дополняют сведения о распространении этого вида в бассейне Нижней Тунгуски.

Ербогачен, на степном каменистом склоне, 13 VII, № 559; Наканно: в сосновом лесу, 1 VIII, № 964; в лиственничном лесу, 3 VIII, № 1056; на мари, 4 VIII, № 1110; в пойме озера, 4 VIII, № 1143; в лиственничном лесу, 6 VIII, № 1262; 8 VIII, № 1278; в лиственнично-сосновом лесу, 13 VIII, № 1351; в пойменном елово-лиственничном лесу, 13 VIII, № 1375.

4. *L.×czekanowskii* Szaf. Гибридная форма *L. gmelinii* (Rupr.) Rupr. и *L. sibirica* Ledeb. На севере Иркутской обл. растет в месте контакта обоих видов (сел. Ербогачен) или только с одним из них — *L. gmelinii* (сел. Наканно).

Ербогачен: на каменистом склоне к реке, 6 VII, № 309; на закустаренном сфагновом болоте, 13 VII, № 695; Наканно: на мари, 8 VIII, № 1274; в лиственничном лесу, 8 VIII, №№ 1279, 1280; в пойменном елово-лиственничном лесу, 13 VIII, № 1374; в заболоченном лиственничном лесу, 18 VIII, № 1409.

5. *Juniperus sibirica* Burgsd. Вид, тяготеющий к каменистым местообитаниям тундровой и таежной зон. Ближайшие к нашему места сборов — в Оленекском и Верхне-Ленском районах Якутии.

Наканно, в сосновом лесу на склоне, 6 VIII, № 1197.

6. *Sparganium hyperboreum* Laest. Гипоарктo-монтанный вид. Встречается в горных районах Средней Сибири. На Плато отмечен первый раз.

Ербогачен, в воде ручья, 13 VII, № 711; Наканно: в мелководной части озера, 4 VIII, № 1135; в воде озера, 8 VIII, № 1287; у берега реки, 15 VIII, № 1361.

7. *Hydrilla lithuanica* (Andrz. ex Bess.) Dandy — *H. verticillata* auct., non Rich. Евразиатский вид. В пределах СССР распространен в Европе, Западной Сибири и после большого перерыва, приходящегося

[1] Под Средней Сибирью здесь понимается территория районов «Флоры Средней Сибири» (Попов, 1957).

[2] Средне-Сибирское плоскогорье в пределах Иркутской обл. называется в тексте «Плато».

[3] Названия районов приведены по «Определителю высших растений Якутии» (1974).

на Восточную Сибирь, на Дальнем Востоке. Новое местонахождение частично сокращает существующий разрыв ареала этого вида.

В 120 км от устья р. Ангары, в глухой протоке Мотычинского расширения, 27 VII 1977, В. Паутова.

8. *Elodea canadensis* Michx. Северо-американский вид, заселивший многие континенты мира. На территории СССР встречается в Европе и Западной Сибири (бассейн р. Обь). Обнаружен в Восточной Сибири.

Иркутск: в озерах по левому берегу р. Ангары, сентябрь 1975, Л. Бардунов; в заливе р. Ангары у острова Юность, 15 IX 1977, М. Иванова.

9. *Hydrocharis morsus-ranae* L. Евразиатский вид. В СССР известен из Европы, Западной и Восточной Сибири, из Средней Азии. Ближайшие к пашему местонахождения — в Красноярском крае, на Енисее. Собран группой СИФИБР далеко к востоку от основного ареала.

Ербогачен, на заиленной окраине пойменного озера, 15 VII, № 77.

10. *Echinochla crus-galli* (L.) Beauv. Редкое на Плато сорное растение.

Киселек Куйтунского р-на, на заболоченном лугу, 23 VII 1975, № 1599, С. Андрулайтис.

11. *Elymus jacutensis* (Drob.) Tzvel. — *Roegneria jacutensis* (Drob.) Nevski. Этот вид собран у юго-западного края ареала. В Средней Сибири встречается в бассейнах Витимкана, Бамбуйки и на Становом нагорье.

Ербогачен, на щебнистом подножье склона, 26 VII, № 899; Наканно: на сухом щебнистом берегу реки, 1 VIII, № 949; на песчаном берегу реки, 15 VIII, № 1380.

12. *Carex heleonastes* Ehrh. Редкий для Средней Сибири вид. На Плато найден впервые.

Ербогачен, на осоковой окраине озера, 17 VII, № 777.

13. *C. vaginata* Tausch — *C. algida* Turcz. ex V. Krecz. Гипоарктo-монтанный вид. В Средней Сибири растет главным образом в горных районах. Был известен на западе Плато.

Наканно, в мохово-осоковом ернике, 6 VIII, № 1173.

14. *Juncus triglumis* L. ssp. *albescens* (Lange) Hult. Вид, обычный к северу и востоку от оз. Байкал. На Плато прежде не отмечался.

Наканно, на тропе в заболоченном лиственничном лесу, 10 VIII, № 1327.

15. *Hammarbya paludosa* (L.) O. Kuntze — *Malaxis paludosa* (L.) Sw. Редкий бореальный вид. На Плато отмечался один раз — в Казачинском р-не (Водопьянова, 1978). В других местах Средней Сибири также редок: южное побережье оз. Байкал, реки Верхняя Ангара и Шилка (Даурия).

Наканно, на закустаренной моховой кочке вблизи озера, 18 VIII, № 1410.

16. *Salix saposhnikovii* A. Skvort. Сибирский монтанный вид. Собран у северо-восточного края ареала. Ближайшие известные места сборов — на Нижней Тунгуске и в бассейне Верхнего Вилюя.

Наканно, в сосново-лиственничном лесу, 6 VIII, № 1200.

17. *Betula nana* ssp. *exilis* Sukacz. Новые сведения уточняют южную и западную границы распространения вида.

Ербогачен: в ернике, 11 VII, № 633; в заболоченной пойме ручья, 13 VII, № 595; на закустаренном сфагновом болоте, 13 VII, № 690; в заболоченном мохово-ерниковом лесу, 13 VII, № 712; на верховом болоте, 14 VII, № 672; на мари, 17 VII, № 795; Наканно: на мари, 4 VIII, № 1150; в мохово-осоковом ернике, 6 VIII, № 1189; в лиственничном лесу, 6 VIII, № 1246; в моховом ернике, 6 VIII, № 1256; на сфагновом болоте, 8 VIII, № 1265.

На севере области изредка встречается гибридная форма данного вида с *B. humilis* Schrank (Наканно, в мохово-осоковом ернике, 6 VIII, №№ 1188, 1192) и с *B. pubescens* Ehrh. (Ербогачен, в заболоченном лист-

венничном лесу, 13 VII, № 677; Наканно, на мари, 4 VIII, №№ 1111, 1148).

18. *Nuphar pumila* (Timm) DC. Водное растение севера таежной зоны. В пределах Средней Сибири известно со Станового нагорья. На Плато не отмечалось.

Наканно, в воде озера, 15 VIII, № 1393.

19. *Aquilegia parviflora* Ledeb. Нахождения этого вида в Средней Сибири единичны. Он обнаружен только в бассейнах рек Шилка и Аргунь в Даурии. В Якутии распространен почти повсеместно.

Ербогачен: в сухих сосновых лесах, 5 VII, № 347; 9 VII, № 468; Наканно, на щебнистой облесенной вершине увала, 18 VIII, № 1413.

20. *Atragene ochotensis* Pall. Вид собран далеко к западу от границы ареала, которая проходит по Становому нагорью и Даурии. Известен из соседнего Верхне-Ленского района Якутии.

Дер. Конец Луг Казачинского р-на, на опушке березово-соснового леса, 12 VI 1977, Л. Бардунов, Т. Макрый.

21. *Saxifraga exilis* Steph. Сибирско-американский гипоарктический вид. В Катангском р-не Иркутской обл. обнаружен у южной границы ареала. Встречается в пограничных районах Якутии.

Ербогачен, на замшелых камнях в русле временного водотока, 17 VII, № 769; Наканно, на замшелой тропе в пойменном лесу, 6 VIII, № 1222.

22. *Cotoneaster uniflora* Bunge. Новое местонахождение на Плато оторвано от южного и западного участков его ареала. Отсутствует он и в близлежащих районах Якутии. Вместе с тем, судя по «Определителю высших растений Якутии» (1974), здесь встречается другой вид краснoплодного кизильника — *Cotoneaster pauciflora* (Rgl.) Karav. comb. nov. (*C. nigra* var. *pauciflora* Rgl.). Нам кажется сомнительной возможность произрастания по соседству двух систематически близких видов. Необходимо последующее сравнение иркутских и якутских образцов.

Наканно, в шикшевых и бруснично-шикшевых сосновых лесах, 6 VIII, № 1198.

23. *Potentilla inquinans* Turcz. Гипоарктический вид. В Средней Сибири растет в горах к северу и востоку от оз. Байкал. Это первая находка на Плато.

Наканно, в расщелинах каменных глыб на вершине увала, 13 VIII, № 1354.

24. *Viola stagnina* Kit. — *V. persicifolia* auct., non Schreb. Данный вид в пределах Средней Сибири ранее был известен на мысе Котельниковском (оз. Байкал), а также на юге и западе Плато.

Ербогачен: на щебнистом склоне к реке, 5 VII, № 319; на каменистом берегу реки, 26 VII, № 891; Наканно, на берегу реки, 1 VIII, № 953.

25. *Epilobium montanum* L. Вид, редкий для Средней Сибири. Известен из сел. Пишет Тайшетского р-на и с хребта Хамар-Дабан.

Шумилово Братского р-на, на берегу ручья, 16 VIII 1975, № 1786; там же, на лесной дороге, 19 VIII 1975, № 1860, С. Андрулайтис.

26. *Polemonium hyperboreum* Tolm. Восточносибирский гипоарктический вид. Собран значительно южнее известных местонахождений в верховьях Тембенчи и Курейки на Путоране.

Наканно, в мохово-лишайниковом лиственничном лесу, 6 VIII, № 1259.

27. *Lamium amplexicaule* L. Редкий в Средней Сибири сорный вид.

Непа Катангского р-на, на залежи, 15 VIII 1976, № 1763, Н. Водопьянова, Н. Золотуева.

28. *Thymus reverdattoanus* Serg. Сибирский эндем. Обнаружен южнее ранее известных местонахождений в верховьях Виви и Тембенчи на Путоране.

Наканно: на сухих каменистых склонах, 6 VIII, № 1220; там же, 10 VIII, № 1306.

29. *Pinguicula villosa* L. На территории Средней Сибири этот вид приурочен главным образом к горной местности. На Плато известен из сел. Логашино на Нижней Тунгуске.

Ербогачен, на сфагновых болотах, 19 VII, № 825; Наканно, 8 VIII, № 1269.

30. *Valeriana capitata* Pall. Гипоаркто-монтанный вид. Обычен в Саянах и на Становом нагорье. Для Плато приводится впервые.

Наканно: в сосново-лиственничном мохово-брусничном лесу, 6 VIII, № 1204; в моховом ернике, 6 VIII, № 1253.

31. *Nardosmia laevigata* (Willd.) DC. Евросибирский вид. В Восточной Сибири встречается на Енисее: Красноярск, Канский р-н (Попов, 1959), оз. Хантайское (Флора Путорана, 1976), известен также из Центральной Якутии (Определитель высших растений Якутии, 1974).

Наканно, в русле ручья, 13 VIII, № 1347.

32. *Saussurea amara* (L.) DC. Евразиатский вид. В Средней Сибири наиболее обычен к востоку от оз. Байкал. Западнее встречается в Ольхонском р-не и на юге Плато. Новое местонахождение вида оторвано от южного участка ареала и примыкает к северо-восточному — в Верхне-Ленском и Оленекском районах Якутии. Возможно, это самостоятельная северная раса.

Наканно: на зарастающей песчаной террасе реки, 3 VIII, № 933; там же, 9 VIII, № 1344.

ЛИТЕРАТУРА

Водопьянова Н. С. (1978). Материалы к флоре бассейна Киренги и верховьев Нижней Тунгуски. В кн.: Флора Прибайкалья. Новосибирск. — Куприянова Л. А. (1961). Род нардосмия — *Nardosmia* Cass. Флора СССР, XXVI. — Определитель высших растений Якутии. (1974). — Попов М. Г. (1957, 1959). Флора Средней Сибири, I, II. — Флора Путорана. (1976).

Получено 6 VII 1978.

Центральный
сибирский ботанический сад
СО АН СССР,
Новосибирск.

УДК 581.9 : 634.776.4 (571.55)

К. И. Осипов

НОВОЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ ВОДЯНОГО ОРЕХА *TRAPA NATANS* L. НА СЕВЕРЕ ЗАБАЙКАЛЬЯ

K. I. OSIPOV. NEW HABITAT OF THE WATERNUT *TRAPA NATANS* L. AT THE NORTH OF TRANS-BAIKAL REGION

Приводится краткая характеристика условий нового местонахождения *Trapa natans* L. Заросли его найдены в озерах Куандинской котловины (Каларский р-н Читинской обл.) у подножия Южно-Муйского хребта. Новое местонахождение водяного ореха на 500 км севернее ранее известного в Забайкалье и характеризуется более суровыми климатическими условиями.

Реликтовое растение водяной орех (чилим, рогульник) на востоке нашей страны произрастает в водоемах бассейна р. Амур (Определитель растений Приморья и Приамурья, 1966). В Забайкалье один из видов этого рода *Trapa natans* L.[1] встречается только в юго-восточной части: бассейн р. Нерчи и у слияния рек Аргуни и Шилки (Попов, 1957—1959). Во флоре Бурятской АССР, Иркутской обл. и Якутии это растение не

[1] Латинские названия растений приведены по «Флоре Средней Сибири» (Попов, 1957—1959).

встречается. Его плоды находят только в ископаемом состоянии (Криштофович, 1928; Определитель высших растений Якутии, 1974). Вопросы о вымирании водяного ореха и способах его распространения неоднократно обсуждались в литературе (Танфильев, 1890; Васильев, 1960; Цвелев, 1964).

В 1978 г. нами при ботанических исследованиях в зоне БАМа был найден *Trapa natans* L. в небольших термокарстовых озерах Куандинской котловины (Каларский р-н Читинской обл.). Эти озера и большое число других в данной местности проточны. Их объединяет небольшая р. Койра, впадающая в р. Витим. Расположены озера в труднопроходимой местности, среди сильно заболоченного массива в непосредственной близости от подножия Южно-Муйского хребта. Озерные котловины располагаются среди илистых грунтов. Берега многих озер обрывистые, особенно северные, и окружены полосой лиственничного леса. Проявление термокарстовых процессов неодинаковое. Озера, в которых найдены заросли водяного ореха, находятся в стадии затухания, а там, где озера активно наступают на берега, орех не обнаружен. Попутно отметим, что развитие мигрирующих термокарстовых озер — весьма редкое явление, слабо изученное, и места с такими озерами на территории СССР единичны.

Наиболее обильные заросли водяного ореха отмечены в оз. Налегар, длина которого 1, ширина 0.5 км, глубина 1—3 м. По его берегам можно собрать большое количество плодов этого растения, выброшенных водой в период подъема воды. Такие запасы, очевидно, создавались не один год. Плоды эти почти все пустые, без семян. На поверхности воды растения после прорастания появляются во второй половине июля, цветут во второй половине августа, плоды созревают к началу октября. Из других высших растений совместно с водяным орехом произрастают *Calla palustris* L., *Utricularia intermedia* Hayne.

Кроме оз. Налегар, водяной орех обнаружен еще в трех ближних озерах. На берегах этих озер плоды единичны. Не исключено, что в этом районе водяной орех может быть найден и в других озерах, так как они обследовались не все.

В озерах по правобережью р. Куанды (Конды), а также еще севернее в долине р. Бахтарнак водяной орех не обнаружен. Не найден он и в водоемах Муйской котловины (левобережье р. Витим), что подтверждают местные рыбаки и охотники.

В 1935—1936 гг. в Куандинскую котловину была завезена ондатра, которая здесь быстро размножилась и заселила почти все водоемы. По наблюдениям местных охотников, ондатра очень хорошо поедает водяной орех. Плоды ореха, согласно имеющимся данным, по химическому составу (Церевитинов, 1949; Васильев, 1960; Оконенко, 1969; Оконенко и др., 1973) являются ценным пищевым и кормовым продуктом и лекарственным сырьем. Зная о хорошей поедаемости водяного ореха ондатрой, охотники предпринимали попытку расселить его по другим водоемам. Они утверждают, что семена чилима хорошо прорастали, цвели, но обычно в период плодоношения полностью уничтожались ондатрами, вследствие чего попытка расселения не удалась.

Находка водяного ореха в Куандинской котловине, т. е. значительно севернее (на 500 км) известных мест его произрастания, представляет большой научный интерес. Особенно интересен и трудно объясним вопрос сохранения его в этом суровом таежном краю, севернее 56° с. ш. Из многих причин вымирания водяного ореха наиболее вероятными представляются изменения климатических условий, зарастание или высыхание водоемов, а также сложность способа распространения этого растения в данное время. Что касается климатических условий, то они, конечно, не сравнимы с условиями третичного периода и более суровые, чем, например, в долине р. Амур, где ареал ореха занимает обширную территорию. Куандинская котловина находится в зоне вечной мерзлоты. Почвы под мхами среди окружающих озера ерниковых, касандровых и багульниковых сообществ с редким лиственничником оттаивают за лето всего на 30—40 см. Вода в большинстве озер в зимний период промерзает до дна. Глубина снежного покрова не превышает 30 см. Среднегодовая температура воздуха составляет —6.4°, вегетационный период — 130 дней.

Водный баланс озер в сравнении с озерами в поймах рек более устойчивый. Процесс зарастания медленный, так как масса, создаваемая гидрофитами, небольшая. Зеркало воды озер в разгар вегетации покрывается растениями не более чем на 30—40%, а в некоторых озерах водных растений вообще нет.

Условия для более широкого распространения водяного ореха в указанном районе довольно благоприятны. Озера, где произрастет это растение, находятся в верховьях р. Койры, и, казалось бы, по течению реки плоды его могли попасть в другие озера, расположенные ниже, но этого не отмечается. По мнению Н. Н. Цвелева (1964), крупные животные в прошлом являлись основными агентами распространения водяного ореха. В Куандинской котловине часто встречаются лоси, и, по нашим наблюдениям, водные растения в их рационе занимают не последнее место. Но приписать им решающее значение в расселении ореха также, вероятно, нельзя, так как среди множества озер он найден только в четырех.

Анализируя изложенное, можно предположить, что в давнее время водяной орех здесь был широко распространенным растением, а встречающиеся ныне в единичных озерах его заросли свидетельствуют о том, что он находится в стадии вымирания. В какой-то степени этому способствует ондатра.

Новое местонахождение *Trapa natans* L. заслуживает более детального изучения, сохранения его зарослей и расселения по другим озерам как ценного лекарственного, пищевого и кормового растения.

ЛИТЕРАТУРА

Васильев В. Н. (1960). Водяной орех и перспективы его культуры в СССР. — Криштофович А. Н. (1928). Водяной орех (*Trapa natans*) из четвертичных отложений Тункинской долины в Саяне. Вестн. геол. ком., 3, 9—10. — Оконенко В. У. (1969). Трапазид — препарат водяного ореха азовского. В кн.: Матер. Всес. научн. конф. по совершенствованию производства лекарственных и галеновых препаратов. Ташкент. — Оконенко В. У., М. П. Шилов, В. И. Литвиненко, А. И. Тихонов. (1973). Химический состав некоторых видов *Trapa* L. Раст. ресурсы, 9, 2. — Определитель растений Приморья и Приамурья. (1966). — Определитель высших растений Якутии. (1974). — Попов М. Г. (1957—1959). Флора Средней Сибири, I, II. — Танфильев Г. И. (1890). К вопросу о вымирании *Trapa natans*. Вестн. естеств., 1. — Цвелев Н. Н. (1964). О способе распространения водяного ореха *Trapa* L. в прошлом и вымирании его в историческое время. Бот. ж., 49, 9. — Церевитинов Ф. В. (1949). Химия и товароведение свежих плодов и овощей, 2.

Получено 19 X 1978.

Отдел биологии
Бурятского филиала СО АН СССР,
Улан-Удэ.

УДК 582.734

В. В. Пономаренко

ЗАМЕТКА О *MALUS SIEVERSII* (LEDEB.) M. ROEM. (*ROSACEAE*)

V. V. PONOMARENKO. A NOTE ON *MALUS SIEVERSII* (LEDEB.) M. ROEM. (*Rosaceae*)

Среди дикорастущих видов рода *Malus* Mill. значительные площади в нашей стране занимает яблоня Сиверса *M. sieversii*.

Она произрастает в горных районах Казахстана и в республиках Средней Азии (Узбекистане, Киргизии, Таджикистане, Туркмении) и

отличается большим внутривидовым разнообразием. Несмотря на ее обширный ареал и большой полиморфизм, яблоня долгое время оставалась малоизученной. Многие вопросы происхождения, изучения и описания этой яблони мало известны специалистам. Только за последние годы началось всестороннее изучение ее биологии, морфологии, экологии и таксономии (Федоров Ал. А., Ан. А. Федоров, 1949; Васильченко, 1952; Запрягаева, 1964; Пономаренко, 1977, и др.).

В этой статье мы рассмотрим историю изучения яблони Сиверса. Название *Pyrus sieversii* Ledeb. было впервые дано этой яблоне в 1830 г. ботаником К. Ф. Ледебуром. М. Рёмер (Roemer, 1847) перенес ее в род *Malus* и она стала именоваться *Malus sieversii* (Ledeb.) M. Roem.

Дикорастущую яблоню Средней Азии позднее обозначали по-разному: *Pyrus malus* L. (Баранов, 1924), *Malus sylvestris* (L.) Borkh. (Попова, Попов, 1925), *M. pumila* Mill. (Попов, 1928—1929; Момот, 1940), *M. communis* Lam. (Вавилов, 1931), *M. dasyphylla* Borkh. (Викторовский, 1935) и др. За рубежом среднеазиатскую яблоню обозначали как *M. pumila*, *M. dasyphylla* Borkh., *M. praecox* (Pall.) Borkh., *M. prunifolia* (Willd.) Borkh., *M. communis* var. *paradisiaca* subvar. *sieversii* Dippel или *Pyrus pumila* var. *paradisiaca* subvar. *sieversii* Aschers. et Graebn.

Название *M. sieversii* для среднеазиатской яблони было принято С. В. Юзупчуком в 1939 г. при обработке рода *Malus* Mill. для «Флоры СССР».

Известный ботаник К. Кох (Koch, 1869) считал, что этот вид яблони был назван в честь Сиверса — генерал-губернатора Новгорода, друга Палласа, но это неверно. В экспедицию по Сибири, организованную медицинским управлением, по сбору и изучению ревеня был приглашен ученый, аптекарь из Ганновера, Иван Сиверс. В течение 1790—1794 гг. он обследовал долину реки Селенги и ее притоков, поднимался вверх до Кяхты, изучал растительность долины реки Чикой, подножье Яблонового хребта и окрестности Красноярска, Иркутска и Барнаула. Маршрут этой экспедиции описал Д. И. Литвинов (1909). Мы остановимся на путешествии Сиверса в восточную часть Казахстана.

19 июня 1793 г. Сиверс совершил поездку из Усть-Каменогорска в западную часть Тарбагатайского хребта и 2 июля поднялся по северному склону, обследуя долины рек Кокпекти, Аягуз и Урджар. Не доходя 20 км до озера Алаколь, Сиверс повернул обратно в Усть-Каменогорск.

Из путешествия Сиверс отправил 18 писем Палласу, в которых в виде дневника описал свои наблюдения. Эти путевые заметки были опубликованы Палласом (Pallas, 1796). Для нас представляет интерес конец 10-го и 11-го писем, где сообщено о поездке на Тарбагатай. Сиверс сообщал, что когда он подошел к основанию горы, то увидел целый лес красивых невысоких яблонь, растущих по берегу р. Урджар. Он был поражен плодами этих яблонь, похожими на известные ему рязанские яблоки. За все время путешествия по Сибири, кроме мелкоплодной сибирской яблони *M. baccata*, ничего подобного не встречалось. Несмотря на мелкие плоды, сибирскую яблоню местное население употребляло в пищу. Плоды же найденной яблони имели размер с куриное яйцо, с желтой или красной окраской кожицы, и, несмотря на то что они были еще незрелые, отличались хорошим кисловато-винным вкусом. Местное название этой яблони — алма. Сопровождавшие Сиверса три крестьянина сибиряка были очень поражены, впервые в жизни увидев на дикой яблоне такие яблоки. Они в детстве слышали от своих отцов, переселенцев с Украины, о подобных яблоках, разводимых в садах.

В заключении письма Сиверс пишет, что, по всей вероятности, это новый вид яблони, и дает ей следующее описание: «Дерево в сажень (213 см) и часто в 2 сажени высотой со многими стволами от одного корня. Листья яйцевидные, снизу слегка коротко войлочноопушенные, с цветками, собранными в зонтики» (см. рисунок).



Malus sieversii (Ledeb.) Roem. в Тарбагатае.

В. И. Липский (1903) по праву считал Сиверса первым ботаником, исследовавшим северо-восточный район Средней Азии. Собранный во время экспедиции материал Сиверса был впоследствии использован Палласом, Ледебуром, Георги.

Ледебур опубликовал во «Флоре Алтая» (Ledebour, 1830) описание нового вида, собранного Сиверсом, и назвал яблоню в его честь.

В заметке, опубликованной Е. М. Жуковским (1893), побывавшим в 1890 г. в северо-западном Китае, говорится, что по склонам Барлыкских и Уркушарских гор имеются сплошные, очень густые заросли дикорастущей яблони возрастом 30—35 лет. Автор собрал семена двух форм с хорошим качеством плодов и назвал одну Уркушарской, а другую Дарбульжинской яблоней.

А. П. Драгавцев (1966) сообщил, что яблоня *M. sieversii* проникает по горам Джунгарского Алатау и бассейну р. Или в Синьцзян-Уйгурский автономный район Китая, где занимает массивы площадью около 12 000 га. Отборные крупноплодные формы этой яблони иногда встречаются в садах местных жителей.

В китайских работах по роду *Malus* вид *M. sieversii* в список дикорастущих не включался (Пономаренко, 1974). Но теперь появилась возможность уточнить его распространение в Китае и определить восточную границу ареала. В недавно вышедшем 36 томе «Флоры Китая» (Yü Te-tsun, Ku Tsun-chin, 1974) приводятся сведения о яблоне Сиверса. В гейнеологии сказано, что это дерево высотой 2—10 м, изредка достигает 14 м, часто с несколькими стволами и раскидистой кроной. Молодые побеги опушены. Листья яйцевидной формы, 6—11 см длины, 3—5.5 см ширины, с острой верхушкой и клиновидным, реже округлым основанием, с зубчатым краем. Молодые листья снизу сильно опушены. Черешок 1.2—3.5 см, слабо опушенный, прилистники остроконечные, рано опадающие. Соцветие зонтиковидное, с 3—6 цветками. Цветок 3—3.5 см в диаметре. Цветоножка плотная, толстая около 1.5 см длины, сильно опушенная. Плоды шаровидные или плоскошаровидные 3—4.5 см в диаметре, изредка до 7 см, желтовато-зеленые, с красными пятнами. Плодоножка 3.5—4 см, слегка опушенная. Встречается много форм, различающихся окраской мякоти — красной, желтой, зеленой и белой, по срокам созревания и вкусу плодов. Цветет яблоня в мае, плоды созревают в августе—октябре. Яблоня об-

ладает средней степенью морозоустойчивости и засухоустойчивости. Основные насаждения сосредоточены на высоте 1250 м над ур. м. Область распространения яблони Сиверса — западные районы провинции Синьцзян, населенные пункты Шаньцзин, Шаньбо.

ЛИТЕРАТУРА

Баранов П. А. (1924). Очерк растительности Чимгана. — Вавилов Н. И. (1931). Дикие родичи плодовых деревьев Азиатской части СССР и Кавказа и проблема происхождения плодовых деревьев. Тр. по прикл. бот. генет. и сел. 26, 3. — Васильченко И. Т. (1952). Дикорастущие яблони в Средней Азии. В кн.: Материалы Первого всесоюзного совещания ботаников и селекционеров, II. М.—Л. — Викторовский Г. П. (1935). Дикая яблоня — *Malus dasyphylla* Borkh. В кн.: Плодовые среднего Таджикистана, XIII. М. — Драгавцев А. П. (1966). Плодоводство в Китае. — Жуковский Е. М. (1893). Уркушарская и Дарбульджинская яблони. Плодоводство, 1. — Запрягаева В. И. (1964). Дикорастущие плодовые Таджикистана. — (Ледебур К. Ф.) Ledebour C. F. (1830). Flora altaica, VII, 2. — Липский В. И. (1903). Флора Средней Азии, II. — Литвинов Д. И. (1909). Библиография Флоры Сибири. — Момот С. М. (1940). Использование плодовых, сопутствующих грецкому ореху. В кн.: Грецкий орех Южной Киргизии. Ташкент. — (Паллас П. С.) Pallas P. S. (1796). Neueste nordische Beiträge. Bd. 3. — Пономаренко В. В. (1974). О таксономии и географии некоторых видов яблони. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 52, 3. — Пономаренко В. В. (1977). Видовой состав дикорастущих яблонь СССР и центры их генетического разнообразия. Бот. ж., 62, 6. — Попов М. Г. (1928—1929). Дикие плодовые деревья и кустарники Средней Азии. Тр. по прикл. бот., генет. и сел., 22, 3. — Попова Г., М. Попов. (1925). Дикая яблоня и алыча в горах Чимгана. Бюлл. Ср.-Аз. гос. унив., 11. — Федоров Ал. А., Ан. А. Федоров. (1949). Яблони южной Киргизии и их использование. — Юзепчук С. В. (1939). Род *Malus* Mill. Флора СССР, IX. — Koch K. (1869). Dendrologie. — Roemer M. (1847). Sinopsis Rosiflorae, VIII. — Yü Te-tsun et Ku Tsun-chih. (1974). Flora Republicae Popularis Sinicae, t. 36.

Всесоюзный институт растениеводства,
Ленинград.

Получено 14 XI 1977.

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 502.7 (47+57) (048.8)

Б. П. Колесников, А. М. Семенова-Тян-Шанская,
В. И. Парфенов, М. С. Боч

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА В СССР (ОБЗОР ИССЛЕДОВАНИЙ)

B. P. KOLESNIKOV, A. M. SEMENOVA-TIAN-SHANSKAYA, V. I. PARFYONOV, M. S. BOCH. PROTECTION OF PLANT WORLD IN THE U. S. S. R. (SURVEY OF STUDIES)

Дан обзор исследований по охране растительного мира (ОРМ) в СССР за последние 5 лет между V (1973) и VI (1978) делегатскими съездами Всесоюзного Ботанического общества (ВБО). Авторами проведен анализ работ по ОРМ на основании ответов на анкеты, разосланные Секцией ОРМ Научного Совета по проблеме «Биологические основы рационального использования и охраны растительного мира» во все ботанические учреждения СССР, и опубликованных материалов делегатских съездов ВБО. Выяснено, что за прошедшие годы повысился интерес к вопросам ОРМ, имеется ряд достижений по этой проблеме и намечены основные пути будущих исследований.

В период между V и VI делегатскими съездами Всесоюзного Ботанического общества (Киев, 1973—Кишинев, 1978) проблемы охраны природы, особенно в плане «охраны окружающей среды» во всемирном масштабе, приобрели новое актуальное звучание. Их относят к числу первостепенных глобальных проблем, от решения которых зависит ближайшее будущее человечества. После известной Стокгольмской конференции ООН (1972), посвященной проблеме «Человек и окружающая среда», принята специальная долгосрочная международная программа «Человек и биосфера», образованы и действуют межправительственные и международные организации и комитеты по охране окружающей среды. В нашей стране охрана природы принадлежит к числу важнейших государственных задач и становится делом всего народа. На XXV съезде КПСС она получила отражение в Программе партии и теперь находится под постоянным и взыскательным партийным контролем. На заседании Президиума Верховного Совета СССР 16 мая 1978 г. в своем докладе Л. И. Брежнев заявил, что «Советский Союз делает все возможное для охраны природы, ее растительного и животного мира, минеральных ресурсов. Это завещал нам Ленин».[1] В новой Конституции 1977 г. широко и убедительно охрана природы нашла выражение как одна из основных функций социалистического государства. Задачи по охране природы и меры по рациональному использованию ее богатств (в том числе растительного мира), заботы об их воспроизводстве и улучшении окружающей среды характеризуют экономическую систему СССР как социалистическое общенародное государство (статья 18), а сбережение природы и охрана ее богатств провозглашены одной из обязанностей граждан СССР (статья 67). Постепенно формируется государственная система органов управления природоохранительной деятельности страны.

Нарастающее воздействие научно-технического прогресса на природу требует неотложных забот по организации подлинно рационального использования природных ресурсов и их охране, о чем свидетельствует

[1] «Правда», 17 мая 1978 г., № 137 (21 837).

Постановление ЦК КПСС и СМ СССР «О дополнительных мерах по усилению охраны природы и улучшению использования природных ресурсов» № 984 от 1 декабря 1978 г. В свете этого постановления всесторонняя охрана растительного мира и его ресурсов приобретают особое значение.

Всесоюзное Ботаническое общество и отечественная ботаническая наука всегда уделяли пристальное внимание охране природы и растительного мира. Разностороннее обсуждение этой проблемы в масштабе страны и попытка координации действий разрозненных групп ботаников впервые были осуществлены в 1968 г. в г. Ленинграде на Всесоюзном совещании по вопросам организации охраны ботанических объектов под председательством Е. М. Лавренко. Оно было созвано по инициативе Президиума ВБО, Научного Совета АН СССР по проблеме «Биологические основы рационального использования и охраны растительного мира» и Ботанического института АН СССР (Семенова-Тян-Шанская, 1968). В программе Совещания были выделены две крупные и важные традиционные задачи по ОРМ, подробно охарактеризованные в докладе Е. М. Лавренко (1971): охрана отдельных видов растений (видовая охрана) и охрана растительных сообществ.

Видовая охрана должна охватывать всю флору страны в целом, включая все организмы растительного мира от покрытосемянных до бактерий. Для этого, по мнению Е. М. Лавренко, необходимо иметь полный учет флоры того или иного региона; список его редких и исчезающих растений, требующих срочной охраны; точные (точечные) карты распространения этих видов (Программа-инструкция по организации охраны ботанических объектов, 1969). Охрана также предусматривает принятие обоснованных административных решений, запрещающих (ограничивающих) уничтожение или эксплуатацию охраняемых видов растений в границах всего или части их ареалов; перевод определенных урочищ, где обитают охраняемые виды, в статус заказника или заповедника. Кроме того, должна быть организована работа по охране растительных сообществ и урочищ (ландшафтов), в составе которых встречаются участки, занятые редкими и исчезающими таксонами и ассоциациями. Необходимо составлять списки таких урочищ, иметь карты их распространений и геоботанические описания с приложением планов. Чтобы обеспечить систематичность и планомерность подобных работ по ОРМ, имеющих неотложный характер, по мнению Совещания, они должны включаться в научные планы главных ботанических учреждений страны и ботанических кафедр вузов, при которых следует создавать особые научно-исследовательские группы ОРМ.

На Совещании 1968 г. впервые было выдвинуто положение об охране и необходимости создания всесоюзного списка болот, заслуживающих государственной охраны, в связи с международным проектом «Телма». Обсуждались также вопросы о роли ботанических садов в сохранении и поддержании редких и исчезающих видов. Большое внимание Совещание уделило вопросам пропаганды идей охраны растительного мира и преподаванию основ охраны природы в высших учебных заведениях всех профилей. Тогда же впервые были названы основные направления непосредственной ОРМ и сформулированы отдельные задачи ботаников в этой работе. К сожалению, и сегодня, спустя десятилетие после Совещания многие его рекомендации все еще сохраняют свое актуальное значение. Совещание несомненно стимулировало усиление интереса ботаников к тематике по ОРМ, вызвало обсуждение подобных вопросов на последующих региональных совещаниях.

Следующим всесоюзным форумом, на котором обсуждались вопросы охраны растительного мира, явился V делегатский съезд Всесоюзного Ботанического общества (Киев, 1973). На нем впервые за время существования ВБО работала специальная секция охраны растительного мира, принявшая развернутое решение о программе работ по этой проблеме.

К началу 1970-х годов состояние растительного мира многих регионов СССР в связи с размахом дегрессивных воздействий техногенеза стало вызывать у ботаников определенную тревогу и беспокойство. Требовалось

осмыслить происходящие социально-экономические и природные процессы, определить отношение к ним, сформулировать возможные, близкие и дальние, реальные задачи по ОРМ. Это же было необходимо и в порядке подготовки работы советских ботаников к проведению XII Международного ботанического конгресса в Ленинграде в 1975 г.

В программном докладе на секции ОРМ V делегатского съезда ВБО его авторы — Б. П. Колесников, А. М. Семенова-Тян-Шанская, С. М. Стойко и В. Н. Тихомиров (1974) — охарактеризовали проблему ОРМ во всех ее аспектах, теоретических и прикладных. Оценено ее социально-экономическое значение и выделены три генеральных направления предстоящих работ по решению проблемы: о р г а н и з а ц и я рационального использования ресурсов растительного мира, предусматривающая полноту и комплексность использования их богатств; о п т и м и з а ц и я ландшафтов урбанизированных и индустриальных районов, имеющая в виду реконструкцию сохранившегося и творческое создание нового растительного покрова из разнообразных культурных и окультуренных биогеоценозов; о х р а н а отдельных видов организмов растительного мира и природных естественных экосистем путем их изъятия из хозяйственного использования (или ограничение последнего) и заповедания на специальных заповедных территориях. Для каждого направления в докладе были указаны их содержание, методы решения проблемы ОРМ, место и роль ботаников в этой работе, задачи, требующие первоочередного внимания. В целом работа Секции подтвердила правильность положений, выдвинутых в программном докладе, в частности выделение трех генеральных направлений, по которым должна решаться проблема ОРМ, иллюстрировав их специальными докладами и сообщениями (Тезисы докладов V делегатского съезда ВБО, 1973).

XII Международный ботанический конгресс, проходивший под девизом «Ботаника на службу человечеству», впервые в истории ботанических конгрессов уделил ОРМ большое внимание. Исключительная значимость этой проблемы была подчеркнута в президентском адресе академика А. Л. Тахтаджяна при открытии Конгресса, ей было посвящено единственное пленарное заседание с лекциями ученых, известных в своих странах активной деятельностью по ОРМ, — доктора Дж. Х. Корнера (Великобритания), профессора П. Дювиньо (Бельгия) и члена-корреспондента АН СССР Б. П. Колесникова (СССР). Работала также специальная Секция ОРМ, привлекшая внимание участников конгресса (Колесников, 1976; Колесников и др., 1977).

Подготовка к Конгрессу и его работа показали огромный интерес мировой ботанической науки к проблемам ОРМ. Для советских участников стали заметней очевидная слабость координации исследований, проводимых в стране по этим проблемам, и отсутствие их централизованного планирования. В большинстве научных ботанических учреждений СССР тематика по ОРМ и по настоящее время является по существу внеплановой и хотя поощряется, но проводится на общественных началах энтузиастами защиты природы. Между тем ОРМ должна рассматриваться как часть общегосударственной проблемы охраны природы и окружающей среды и пользоваться соответствующим вниманием. Внепланово производить эту работу в настоящее время уже невозможно. Запросы промышленности, прогресс сельского хозяйства, строительство, работы по планировке городов, агро- и животноводческих комплексов, развитие транспорта, не говоря уже о таких грандиозных и целенаправленных преобразованиях природы, которые совершаются в нефтегазовых районах Приобья и вдоль трассы Байкало-Амурской магистрали или планируются в связи с предполагаемой переброской вод северных рек на засушливый юг, в бассейны Каспийского и Аральского морей и в республики Средней Азии, — все это делает проблему ОРМ во всем ее объеме чрезвычайно острой и неотложной. Она выдвигает перед советской ботанической наукой, перед всеми ее подразделениями и отраслями задачу планомерного проведения разнородных исследований по научному обоснованию многочисленных вопросов

рационального использования, реконструкции и защиты растительного покрова, включая и экологический прогноз его техногенного изменения в предстоящем отдаленном и ближайшем будущем. Вырисовывается новая проблема — планирование и разработка структур и состава будущего растительного мира ноосферы (или технобиосферы) как ближайшей стадии эволюционного развития биосферы.

Не менее очевидна необходимость консолидации и региональной организации уже ведущихся исследований и составления сводного прогнозного плана разработок по ОРМ, для того чтобы эти исследования нашли свое место в планах научно-исследовательских работ соответствующих ботанических учреждений — академических, отраслевых, вузовских. Быстрейшее решение этих научно-организационных задач необходимо еще и потому, что следующий XIII Международный ботанический Конгресс, который состоится в Австралии в 1981 г. намечено проводить под девизом охраны растительного мира. Советским ботаникам по многим причинам следует прийти на Конгресс с должными теоретическими и конкретными практическими успехами по этой проблеме в СССР.

Поэтому Научный Совет АН СССР по проблеме «Биологические основы рационального использования и охраны растительного мира» создал в своем составе специальную Секцию ОРМ с главной целью координации ведущихся в СССР в этом направлении исследований. Секция уже провела совместно с Институтом биологии АН Латвийской ССР в Риге (сентябрь 1977 г.) первую Всесоюзную школу по охране флоры и растительности с целевой экскурсией в Национальный парк Латвийской ССР «Гауя», прошедшую достаточно успешно (Семенова-Тян-Шанская. Табака, 1978; «Растительный мир охраняемых территорий», 1978). Опубликован план работ Секции, во все ботанические учреждения Союза разосланы анкеты «с целью инвентаризации проводимых по проблеме ОРМ исследований» (Семенова-Тян-Шанская, Боч, 1978). Из 200 разосланных анкет были получены ответы от 126 учреждений, в их числе учреждений АН СССР — 20, Институтов ботаники и биологии и Ботанических садов союзных республик — 24, университетов — 28, педагогических институтов — 28, государственных заповедников — 13, учреждений союзного и республиканского министерств сельского хозяйства — 9, учреждений других министерств и ведомств — 4.

Анализ этих анкет, а также тезисов VI делегатского съезда ВБО (1978) послужил основой данного сообщения. Следует оговорить, что ответы на анкету не поступили от некоторых союзных (Казахстан, Таджикистан, Туркмения) и автономных (Тувинская, Чувашская, Удмуртская и др.) республик, а также из ряда областей и краев РСФСР. Несмотря на это, наши материалы достаточно представительны для характеристики проводимых исследований. Предлагаемый анализ полученных сведений дан применительно к упоминавшимся трем генеральным направлениям работ по ОРМ, принятым Научным Советом по проблемам ботаники.

Прежде всего в ответах на анкету практически почти отсутствуют сведения о работах ботаников по первому направлению, т. е. научному обоснованию совершенствования и экологизации технологических систем и мероприятий, имеющих целью использование растительного мира и его ресурсов с заботой об обеспечении их сохранения. Напомним, что в сферу этого направления попадает более 50% общей площади страны, занятой естественным растительным покровом. Для сохранения и процветания его рассматриваемое направление ОРМ имеет решающее значение.

В действительности исследования такого рода проводятся в ряде регионов страны и многие из них оказали положительное влияние на производственную деятельность по использованию ресурсов растительного мира. их результаты «взяты на внедрение». Но ботаники обычно недооценивают эти исследования, а в лучшем случае придают им второстепенное природоохранное значение. В свою очередь биологам, работающим

в области прикладной ботаники, связанной с проблемами использования ресурсов растительного мира (агробиологи, лесоводы, ресурсоведы), необходимо ясно сознавать, что теоретическую основу их производственной деятельности в числе других составляет и ботаническая наука. Прямые интересы тех и других едины в вопросах ОРМ, и решать их можно только совместными усилиями.

Так, в Белорусской ССР в связи с широким осушением заболоченных земель и их сельскохозяйственным освоением республиканскими ботаническими учреждениями предложен ряд практических мероприятий, повысивших природоохранительную эффективность мелиорации, выполнен комплекс исследований по характеристике происходящих в республике антропогенных (техногенных) изменений флоры и растительности. Подготовлены для руководящих органов прогнозные материалы по оценке влияния осушительных мероприятий на изменение водного режима, природного ландшафта, флоры и фауны; по возможным изменениям в биосфере в результате развития в Белоруссии отраслей народного хозяйства на перспективу до 2000 г.; по комплексному использованию природных ресурсов и развитию производительных сил Белорусского Полесья до 1990 г.; разработаны методические указания по оценке влияния мелиорации на экологические комплексы. Во всех этих документах значительное место уделено вопросам ОРМ.

Аналогичные исследования ведутся также на территории Прибалтийских республик и во многих областях Нечерноземной зоны РСФСР. Некоторые из результатов этих работ докладывались на 1-м и 2-м зональных семинарах-совещаниях по охране природы Нечерноземной зоны РСФСР в связи с программой ее мелиорации в 1976 и 1978 гг. в г. Иваново (Боч, Карпенко, 1977).

Принципиально существенных изменений надо ожидать в ближайшие годы в организации охраны и использования лесных ресурсов страны, что затрагивает интересы ОРМ на трети площади Советского Союза. Длительная и напряженная дискуссия между технократически настроенными представителями лесозаготовительной промышленности и более дальновидными сторонниками ведения комплексного лесного хозяйства, остро волновавшая лесную и ботаническую общественность на протяжении 1950—1960 гг., завершилась принятием на 6-й сессии Верховного Совета СССР 17 июня 1977 г. Постановления «О мерах по дальнейшему улучшению охраны лесов и рациональному использованию лесных ресурсов» и утверждением «Основ лесного законодательства Союза ССР и союзных республик». В развитие этого закона Верховный Совет РСФСР 8 августа 1978 г. утвердил новый Лесной кодекс РСФСР, что предстоит сделать и другим союзным республикам. Эти документы придают делу рационального использования, сбережения и преумножения лесных богатств страны характер важной общегосударственной задачи. Они вносят принципиальные изменения в сложившиеся отношения к лесам и их ресурсам. Видное место в этой работе принадлежит ботаникам-лесоведам и геоботаникам, принимающим участие в совершенствовании принципов, методов, способов и приемов лесохозяйственной и лесопромышленной деятельности и разработке новых актуальных идей. Прямую причастность ботаников к подобной работе, например, убедительно показывают результаты совещаний, проведенных Научным Советом АН СССР по проблемам леса, объединяющим большую группу лесоведов, геоботаников и биогеоценологов (имеются в виду 2-е Всесоюзное совещание по лесной типологии в 1973 г. и 1-е Всесоюзное совещание по проблеме районирования лесного фонда СССР в 1977 г., проводившиеся в Красноярске). Их рекомендации легли в основу решений НТС Гослесхоза СССР (Москва, 1976) о типах леса и путях их использования в практике лесного хозяйства и Всесоюзного совещания по использованию современных достижений науки для районирования лесного фонда СССР при Гослесхозе СССР (Пушкино, 1978). Не детализируя содержание названных решений, ограничимся указанием, что в результате их применения начавшийся во

всех регионах Союза процесс интенсификации и повышения эффективности лесного хозяйства должен будет проводиться в соответствии с принципом дифференциации систем ведения лесного хозяйства по лесохозяйственным (природно-географическим) регионам и специализироваться внутри их по типам леса. Иначе говоря, лесное хозяйство приняло на внедрение географический и типологический (экологический) принципы лесохозяйственной деятельности, выдвинутые Г. Ф. Морозовым еще в начале XX в. Защите и утверждению его, как известно, много сил и энергии отдали на протяжении полувека он сам, В. Н. Сукачев и несколько поколений передовых отечественных лесоведов и лесоводов. Среди них видную и авторитетную группу составляли ботаники. Надо с удовлетворением отметить, что принцип дифференциации и специализации лесохозяйственных мероприятий уже активно и успешно внедряется при деятельном участии ботаников в ряде областей РСФСР, прибалтийских республиках, в Белоруссии, на Украине, в Молдавии и Грузии. Болотоведами-ботаниками также на основании многолетних организационных мероприятий и научных исследований составлен первый список болот страны, имеющих научное, природоохранное и ресурсоведческое значение, учтенный Госпланом СССР при планировании использования болот до 1990 г.; продолжается работа по составлению новых списков (Боч, Мазинг, 1973).

Для характеристики исследований по рациональному использованию и ОРМ обратим внимание на инициативу лаборатории географии и картографии растительности БИН АН СССР по составлению «Карты охраны растительного мира в нечерноземной зоны РСФСР» под ред. Е. М. Лавренко (1979). Такая карта имеет большое значение для предстоящего составления сводного кадастра земель региона и построения зонально-географической системы размещения в пределах его заповедных территорий разных категорий.

Приведенные примеры ясно показывают, что по первому генеральному направлению ОРМ ботаниками Союза, изучающими высшие уровни организации растительного мира — популяции и сообщества (биогеоценозы), ведется заметная работа, в ряде случаев достаточно перспективная и значительная. Во всяком случае ее природоохранительную эффективность не следует недооценивать, необходимо всю эту работу учитывать и координировать, сознательно целенаправленно планировать.

Однако наибольшее внимание ботаников Союза в последние годы сосредоточилось на основных вопросах третьего генерального направления ОРМ, в первую очередь на охране редких и исчезающих высших сосудистых растений, по организации охраны мхов и низших растений — лишайников, грибов, водорослей — пока еще отсутствуют какие-либо серьезные предложения. Что касается цветковых растений, то большинство ботанических учреждений и ботаников, приславших ответы на анкету, информируют об окончании или скором завершении самого первого этапа работ — по инвентаризации и составлению списков редких и исчезающих видов, требующих охраны в региональном, республиканском или всесоюзном масштабах. Во многих случаях эта работа входит в число плановых исследований. Интерес к таким исследованиям, по-видимому, объясняется еще и тем, что они наиболее близки и понятны большинству ботаников, сравнительно просты по выполнению и соответствуют популярности идеи составления «Красных книг», предложенной Международным Союзом Охраны Природы (МСОП). Облегчается работа также публикацией в 1974 г. Центральной лабораторией охраны природы МСХ СССР предварительного списка редких и исчезающих растений Союза, выходом в свет по инициативе ВБО, Научного Совета и Оргкомитета XII МБК такого издания, как «Красная книга. Дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране» (1975), и учреждением в 1974 г. Коллегией Министерства сельского хозяйства СССР государственной «Красной книги СССР», в которой помещены списки редких находящихся под угрозой исчезновения животных и растений.

Подобные списки для некоторых регионов публикуются в специальной печати, передаются в административные органы для утверждения и в ряде случаев утверждаются в союзных и автономных республиках их Советами Министров, а в краях и областях — краевыми и областными Исполнительными комитетами народных депутатов. Сама же охрана, согласно действующим законоположениям, возлагается на землепользователей.

В настоящее время редкие и исчезающие виды растений в соответствии со списками, подготовленными ботаническими учреждениями в Эстонии, Латвии, Литве, Белоруссии, Украине, Молдавии и Киргизии, уже взяты под государственную охрану. В Грузии, Азербайджане, Армении и Узбекистане списки нуждающихся в охране растений составлены, но еще не утверждены решениями республиканских административных органов.

В РСФСР такие списки утверждены административными органами в Башкирской и Карельской АССР, а также в ряде областей: Московской, Ленинградской, Калининградской, Рязанской, Мурманской, Свердловской, Оренбургской и др. Списки составлены, но еще не утверждены в Мордовской, Якутской, Коми и Дагестанской АССР, в областях Псковской, Ивановской, Владимирской, Горьковской, Пензенской, Тамбовской, Воронежской, Саратовской, Вологодской, Магаданской, Амурской, Приморском крае и др.

Многие списки были своевременно переданы в БИН АН СССР и учтены в первом издании «Красной книги» (1975) и при подготовке к печати ее второго издания. В ряде регионов подобные списки разрабатываются и совершенствуются, на их основе начато составление региональных, республиканских, краевых и областных «Красных книг». В настоящее время издана «Красная книга Грузинской ССР», сдана в печать «Красная книга Украины» (Институт ботаники АН УССР), утверждены СМ республики «Красная книга» в Литве и Эстонии, подготовлены или готовятся «Красные книги» Латвии, Булоруссии, Армении; в РСФСР начаты работы по подготовке «Красных книг» Сибири (Центральный ботанический сад СО АН СССР), Урала (Институт экологии растений и животных УНЦ АН СССР, Уральский университет), Якутии (Якутский филиал АН СССР и Якутский университет). Планируются такие же издания для Магаданской обл., Дальнего Востока, бассейна Дона (Харьковский, Воронежский и Ростовский университеты), Крыма (Никитский ботанический сад) и т. п.

Следует отметить долголетнюю работу ботаников Всесоюзного института лекарственных растений, Ботанического института АН СССР, Ленинградского и Томского университетов, опубликовавших капитальный монографический «Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР» (1976). Он обобщает во всесоюзном масштабе материалы многих ботанических учреждений по 234 видам ценных лекарственных и одновременно в значительной степени редких и исчезающих растений. Атлас может служить примером и моделью для составления аналогичных монографических разработок по другим группам полезных растений. Подобные атласы дали бы ценные материалы для селекционно-генетического анализа внутривидового популяционного разнообразия генофонда ценных, но редких растений и введения их наиболее интересных форм в культуру. Развитие подобных исследований заслуживает поддержки и поощрения.

Во многих ботанических садах ведутся работы по созданию коллекций редких и исчезающих региональных видов, изучению их биологических свойств с целью искусственного воспроизводства. Для ботанических садов АН СССР и Академий наук союзных республик интродукционные исследования такого рода вводятся в круг их плановой тематики. По данным наших анкет подобные работы развернулись довольно широко в ботанических садах Москвы, Ленинграда, Киева, Ташкента, Минска, Вильнюса, Риги, Таллина, Кишинева, Новосибирска, Кировска (Полярно-Альпийский сад), Ужгорода, Черновиц, Свердловска, Уфы, Владивостока, Ставрополя, Якутска, Никитского сада в Крыму и т. д.

Таким образом, есть все основания с удовлетворением отметить заметное оживление интересов ботаников почти во всех основных регионах страны к научному обоснованию видовой охраны редких растений. К сожалению, эти исследования, имеющие однотипный характер и единую целенаправленность, во многих случаях проводятся еще без достаточного согласования в масштабе Союза программных и методических установок и без взаимного ознакомления с результатами этих исследований. Составлением списков видов растений, нуждающихся в охране, занимаются преимущественно флористы и систематики. Следует учитывать при этом, что даже включение вида в утвержденную «Красную книгу» является всего лишь началом, т. е. первым и относительно простым инвентаризационным этапом большой и сложной комплексной проблемы сохранения и использования разнообразия генофонда растительного мира. Следующим, обязательным этапом надо считать разработку индивидуальных способов и режимов охраны и использования вида, принимая во внимание особенности его биологии и характера местообитания.

Логическим продолжением работ по составлению списков и «Красных книг» является инвентаризация (кадастр) местонахождений этих видов в естественных и в антропогенных вторичных сообществах, научное описание и картирование их, а в конечном итоге отбор наиболее репрезентативных урочищ и отдельных ландшафтов для заповедания в законодательном порядке. Все это требует привлечения к исследованиям по охране генофонда растительного мира экологов, геоботаников, морфологов, ресурсоведов, генетиков, физиологов, специалистов других отраслей ботанических наук. Иначе проблема охраны флористических богатств не получит действенного и законченного решения, утвержденные и узаконенные списки охраняемых растений будут иметь характер деклараций, лишь создающих иллюзию благополучия.

В настоящее время только для тех видов редких растений Союза обеспечена сохранность, места произрастания которых находятся на различных заповедных территориях и реально охраняются государством. Отсутствие в природоохранном законодательстве соответствующих юридически обоснованных санкций и указаний органам милиции о контроле за исполнением гражданами запретов создает условия для свободной массовой продажи на городских рынках многих ценных и редких растений, занесенных в «Красные книги». Принятые по инициативе некоторых союзных республик (Эстония, Литва, Латвия) и горисполкомов отдельных крупных городов (Ленинград, Москва, Минск, Петрозаводск, Тамбов, Ставрополь, Ялта и др.) местные административные постановления, запрещающие спекулятивную торговлю дикорастущими растениями, касаются только видов местной флоры, не распространяясь на привозные растения, и не обоснованы юридически.

Для реальной охраны редких растений необходимы увеличение количества и расширение площади заповедных территорий различного характера и совершенствование союзного природоохранительного законодательства, чтобы оно гарантировало действенность охраны редких видов. В этом плане большое значение может иметь составление общесоюзной «Флоры заповедников», проект которой разрабатывается коллективом московских и ленинградских ботаников. Анализ такой флоры дал бы объективные данные не только о сохранении видов растений в заповедниках, но и обосновал бы организацию новых заповедных объектов.

На V съезде ВБО организация и состояние заповедного дела в целом по Советскому Союзу оценивались неудовлетворительно. Для некоторых союзных республик такая оценка сохраняет свое значение и поныне. Но в то же время нельзя не отметить происшедших после 1973 г. изменений, последовательность которых позволяет ожидать в ближайшей перспективе общего и разностороннего улучшения постановки заповедного дела в стране в целом. Положительные изменения выразились в широком общественном признании комплексного природоохранительного

и народнохозяйственного значения заповедных территорий любого ранга; планомерности в мероприятиях по расширению сети заповедных пространств; заметном увеличении количества и суммарной площади их почти по всем союзным республикам; постепенном утверждении возникающей заново такой прогрессивной формы заповедания, как национальные (природные) парки; активном участии научной общественности в работе республиканских обществ охраны природы по выделению и утверждению памятников природы и заказников; признании необходимости выделения для охраны не только уникальных или редких растительных сообществ, но и зональных типов растительности, имеющих большое эталонное значение.

Как и при видовой охране, первым этапом охраны растительных сообществ является их инвентаризация, отбор наиболее ценных и оформление в административном порядке выделенных при этом объектов. Участки, значительные по размерам, могут иметь значение для создания в дальнейшем на их территории государственных заповедников и играть определенную роль для организации службы мониторинга. Во многих союзных республиках, областях и краях ботаники за период между съездами выполнили в этом плане большую работу, что видно из сводки, составленной на основании неполных ответов на нашу анкету и некоторых других данных.

1. Азербайджанская ССР — имеется 7 заповедников и система заказников, в том числе 15 для охраны лекарственного сырья. Планируются организация Национального парка в Талыше и создание 4 заказников для охраны растительности высокогорий.

2. Армянская ССР — с 1958 г. организовано 2 заповедника и 11 заказников, планируется создать Национальный парк (оз. Севан) и еще 1 заказник.

3. Белорусская ССР — имеется 2 государственных заповедника и одно заповедно-охотничье хозяйство; созданы 4 ландшафтных республиканских заказника и более 50 заказников лекарственных растений; подготовлены материалы для создания свыше 20 специальных ботанических заказников и специальных эталонных лесных участков. Завершаются работы по проектированию природного (национального) парка «Белая Русь».

4. Грузинская ССР — создана разветвленная система больших заповедников (13) и заказников.

5. Казахская ССР — ответов на анкету не получено, по имеющимся сведениям в Казахстане, помимо пяти имеющихся государственных заповедников, создан еще один заповедник на Рудном Алтае (оз. Маркаколь).

6. Киргизская ССР — организованы всего 2 заповедника и 32 ботанических заказника, в которых ведется инвентаризация флоры и растительности.

7. Латвийская ССР — создано 4 заповедника, Национальный парк «Гауя», 37 комплексных, 29 ботанических и 14 болотных заказников. Планируются работы по полной инвентаризации растительного мира на охраняемых территориях и поиски новых объектов, требующих охраны.

8. Литовская ССР — помимо государственного заповедника и национального парка, имеются 4 ландшафтных, 36 ботанических, 32 клюквенных и 2 луговых заказника. Планируется создание заказников для охраны лекарственных растений, составляется проект организации заповедника «Каманас». Проводятся работы по инвентаризации растительного покрова заказников.

9. Молдавская ССР — созданы 1 заповедник, 31 заказник, 60 памятников природы, взято под охрану 16 парков и аллей. Проектируется Национальный парк.

10. Российская Федерация — планомерно по перспективному плану Главприроды МСХ СССР и Главохоты при СМ РСФСР создаются и проек-

тируются новые заповедники, особенно для таежных и арктических регионов Сибири и Дальнего Востока, где в недавнем прошлом заповедников было недопустимо мало. За последние годы созданы Пинежский заповедник в Архангельской обл., Мало-Сосьвинский в Тюменской, Байкальский в Бурятской АССР, Сохондинский в Читинской обл., Саяно-Шушенский, на о. Врангеля, Кабардино-Балкарский и др. Планируются или находятся в стадии оформления заповедники в районе Байкало-Амурской магистрали, на Сахалине и Курильских о-вах, Таймырский, Магаданский, «Денежкин камень» и Средне-Уральский в Пермской обл. на Урале, озеро Ханка в Приморском крае, Нижне-Свирский в Ленинградской обл.; предполагается расширение заповедников «Кивач» и Кандалакшского в Карельской АССР и т. д. Проектируются национальные парки в Коми АССР (утвержден СМ Коми АССР), на Приполярном Урале, Средне-Уральский — в Свердловской обл. и ряд других. Почти во всех областях, краях и автономных республиках значительно расширена сеть охотничьих заказников, которые в большинстве случаев фактически являются одновременно и ботаническими. В Коми АССР в бассейнах рек Печора и Вычегда образованы заказники по охране островных местопроизрастаний кедра сибирского.

Почти всюду при активном участии организаций Всероссийского общества охраны природы (ВООП) ведется работа по выявлению и административному оформлению памятников природы. По данным ВООП, в Российской Федерации на конец 1976 г. было выявлено 5523 уникальных природных объекта, из которых решениями Совета Министров РСФСР, Советов Министров автономных республик, краевыми и областными исполкомами советов народных депутатов утверждены в качестве охраняемых памятников природы 2110. Эти данные неполны, так как часть областей не представила сведений (Архангельская, Иркутская, Курганская, Омская, Тувинская АССР и др.). Наиболее деятельно работа по выявлению памятников природы проводится в Башкирской и Татарской АССР, областях Брянской, Владимирской, Воронежской, Мурманской, Ивановской, Московской, Ленинградской, Горьковской, Псковской, Свердловской и некоторых других.

Детальным изучением растительного покрова ботанических памятников природы занимаются или планируют начать исследования очень немногие ботанические коллективы. Нет данных о работах по картированию ботанических памятников. Карты распространения памятников природы и охраны растительности составлены только для Свердловской обл. и Нечерноземной зоны РСФСР. Заботы научных коллективов об этих ботанических объектах обычно заканчиваются их формальным административным выделением. Вопросы обоснования режимов их охраны в тематике научных ботанических учреждений РСФСР явно занимают второстепенное место.

11. Таджикская ССР — ответов на анкету не получено, по литературным данным в республике имеется 23 заповедника.

12. Туркменская ССР — ответов не получено, по литературным данным в республике имеется 3 заповедника.

13. Узбекская ССР — по опубликованным данным в республике имеется 10 заповедников и планируется создание новых. Недавно создан Зеравшанский заказник для охраны зарослей облепихи.

14. Украинская ССР — помимо имеющихся заповедников и заповедно-охотничьих хозяйств, в последние годы создано несколько новых заповедников, в том числе Ялтинский и «Мыс Мартьян» в Крыму и организованы 2 филиала: «Провальская степь» в Государственном степном и «Дунайские плавни» в Черноморском заповедниках. Проектируется создание специальных болотных заказников и ведется дальнейшее выявление новых ботанических объектов, требующих охраны. Деятельно изучается растительный покров Карпат, включая использование стационарных методов в заказниках и заповедниках. Точные данные о всех заказниках и памятниках природы можно получить из опубликованной в 1978 г.

карты «Природные заповедные объекты УССР». Заслуживает внимания опыт ботанических учреждений по составлению коллективной межреспубликанской монографии «Охрана ботанических объектов УССР, БССР и Молдавской ССР», сданной в печать.

15. Эстонская ССР имеет 4 заповедника, Национальный парк (Лахемаа), 26 заказников; взяты под охрану 47 старинных парков, 3 дендрария, 11 фруктовых садов. Создан природный парк Таллинского ботанического сада. Ведутся работы по выявлению новых ботанических объектов и заповедных эталонных участков для всех типов растительности; проектируется специализированный лихенологический заказник «Румпо». Эстония — единственная союзная республика, где начаты разработки режимов охраны для заказников и памятников природы, опирающиеся на научные описания их растительности и ее картирование.

Наш неполный обзор фактических результатов работ, выполненных между V и VI съездами ВБО по обоим аспектам третьего генерального направления ОРМ (видовая охрана и заповедное дело), показывает значительность сделанного. По сравнению с периодом до V съезда успехи очевидны. Но обольщаться ими не следует, они во многом сложились стихийно, независимо от прямой и целенаправленной деятельности самих ботаников как ответ на требования социального прогресса и в большинстве учреждений проводятся внепланово. Настоящая подлинно исследовательская работа по развитию теории и научно-практическому осуществлению видовой охраны и заповедного дела в отношении ботанических объектов только начинается. Первоочередная тематика таких исследований уже в основном вырисовалась. Результаты исследований и научно-организационной деятельности ботаников должны иметь решающее значение для будущего состояния растительного мира страны в целом и ее отдельных регионов, особенно для охраны генофонда флоры и уникальных сообществ.

Полученные материалы позволяют с удовлетворением отметить заметное расширение исследований и по второму генеральному направлению охраны растительного мира — по оптимизации ландшафтов в урбанизированных и индустриальных районах. По тематике этого направления работает пока менее 20% ответивших учреждений, но среди них много ведущих и авторитетных институтов и вузов. Большинство их только еще приступило к работам или начинают исследования рассматриваемого характера, а следовательно, не имеют еще принципиально важных результатов. Однако квалифицированный состав ученых и материальные возможности этих учреждений создают уверенность в успешном развитии исследований по второму генеральному направлению ОРМ.

Тематика по выяснению закономерностей изменения и структуры растительности под воздействием интенсивных техногенных и рекреационных влияний имеется в планах многих академических учреждений, например в институтах Ботаническом и Географии, лаборатории лесоведения АН СССР, в Институтах ботаники и биологии Академий наук Украины, Белоруссии, Литвы, Латвии, Эстонии, Грузии, Армении, Казахстана и других, в институтах Лимнологическом, Леса, Географии Сибири и Дальнего Востока, Центральном Сибирском ботаническом саду СО АН СССР и во многих институтах и региональных ботанических садах филиалов АН СССР. Аналогичные исследования постепенно завоевывают место и в планах отраслевых научно-исследовательских и проектных учреждений. Для примера можно назвать ЛенНИИЛХ, изучающий влияние на леса Северо-Запада СССР и окрестностей Ленинграда вод, загрязненных промышленностью, осушительных мелиораций, активной рекреационной деятельности населения. Надо пожелать успеха развитию важных исследований, начатых НИИ сельского хозяйства Крайнего Севера (Норильск), Институтом биологии Якутского филиала СО АН СССР и Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР по изучению последствий воздействия вездеходного гусеничного транспорта на легкоранимые и крайне неустойчивые растительность и почвы

тундр и предтундровых редколесий в нефтегазовых и горнорудных районах крайнего севера Сибири и Дальнего Востока. Заслуживает внимания и целеустремленная работа ботаников прибалтийских республик, которые последовательно включают в состав преобразуемого в процессе оптимизации урбанизированного и аграрно-индустриального ландшафта своих территорий участки естественного растительного покрова, отражающие зональные и исторически сложившиеся национальные особенности прибалтийского ландшафта. Ими же (ЭстНИИЛХ) успешно ведутся фиторекультивационные работы на техногенных местообитаниях. Подобные исследования также проводятся и на Украине (Донбасс, Кривой Рог), в Подмосковье, на Урале. Ценной методической стороной работы прибалтийских ботаников, например Института ботаники АН ЛитССР, является то, что она выполняется в содружестве с градостроителями и специалистами по районной планировке на хорошей экологической научной основе.

Несомненно и очевидно дальнейшее прогрессивное развитие исследований по преобразующему воздействию на растительность техногенных факторов и по использованию антропотолерантных растений и их сообществ в качестве средства оптимизации преобразуемых ландшафтов и качеств окружающей среды. Отметим попутно, что с решением проблемы оптимизации техногенных и урбанизированных ландшафтов органически связаны и многочисленные стороны сохранения редких видов и уникальных сообществ. Исследования любого характера по рассматриваемому направлению ОРМ актуальны и имеют народнохозяйственное значение. Затруднительно назвать группы тем для более или менее первоочередного внимания ботаников. Вызывает впрочем сожаление медленное развитие исследований по так называемой экологической физиологии и биохимии растений, рассматривающих механизмы физиологических приспособлений и обмена веществ у растений в условиях техногенеза, биогеохимические круговороты веществ и энергии.

Для утверждения и закрепления среди широких масс населения во всех его слоях и возрастных группах научных основ бережного отношения к растительному миру как главному компоненту биосферы решающее значение принадлежит природоохранительному просвещению и воспитанию. Значение их для охраны природы в целом подробно было рассмотрено на Первой межправительственной конференции по образованию в области окружающей среды, проведенной 14—26 октября 1977 г. в Тбилиси ЮНЕСКО в сотрудничестве с ЮНЕП и при участии Правительства СССР. Выступления советских представителей на конференции показали, что в СССР постепенно вырабатывается разветвленная и стройная система мер по воспитанию и просвещению населения, охватывающая все возрасты и социальные слои на разных уровнях, от дошкольного и школьного до высшего формального обучения, и с использованием всех возможных видов неформального, включая курсы по подготовке и переподготовке специалистов и руководителей.

Согласно законам по охране природы союзных республик (1958—1963 гг.), в средней и во всех видах высшей школы должны читаться курсы по охране природы. В таком курсе для студентов биологических факультетов ОРМ уделяется большое внимание, иногда даже читается спецкурс «Охрана растительного мира» (Симферопольский университет). В ряде университетов созданы специальные кафедры по охране природы (Казанский, Уральский, Томский, Ивановский, Тартуский и др.), а в технологических институтах — по некоторым природоохранительным технологическим специальностям. При таких кафедрах ведется специализация студентов по охране природы и создаются соответствующие научные лаборатории и подразделения, в которых выполняются научно-исследовательские темы и по ОРМ. Опубликовано несколько учебников по охране природы, в некоторых из них специально выделены вопросы ОРМ (Банников, Рустамов, 1977; Воронцов, Харитонова, 1977). Однако необходимо отметить, что даже еще не во всех университетах, педагогических институтах и других вузах читаются специальные курсы по охране природы.

О некоторых научно-популярных публикациях по вопросам ОРМ участники VI съезда ВБО составили представление по материалам выставки научно-популярных изданий по охране природы, организованной молдавскими ботаниками на съезде. Можно отметить несомненный прогресс в этом отношении по сравнению с периодом до V съезда. Тогда эта работа не вызывала удовлетворения, отмечалась ее явная недостаточность. Ныне в количественном отношении положение с публикациями не вызывает особых замечаний, хотя научное качество некоторых изданий заставляет желать лучшего.

Касаясь других форм пропаганды: радио- и телепередач, кино, лекций, конференций и выставок по охране природы и ОРМ и т. п., проводимых ботаническими учреждениями и кафедрами, мы отмечаем что в количественном отношении и по разнообразию она может оцениваться положительно, но еще не имеет повсеместного и планового значения. Необходимость совершенствования ее в области ОРМ совершенно очевидна.

Многие ботанические учреждения, приславшие ответы на нашу анкету, высказали пожелания о мерах, которые способствовали бы развитию исследований и общему улучшению дела ОРМ в стране, а также о характере научной тематики, на которой было бы желательно сосредоточить внимание в ближайшее время. Руководство Секции не имело времени и возможности обобщить их, хотя бы в виде систематизированного списка. Лишь часть этих материалов использована по ходу изложения статьи. Однако такие пожелания являются ценным материалом для последующей работы Секции и будут учтены при составлении сводного координационного плана по ОРМ.

Общие выводы на основании всего изложенного сводятся к признанию следующего.

1. Законодательные акты и организационные меры Партии и Правительства создали в настоящее время в стране правовые, моральные и материальные условия, которые ставят дело ОРМ на прочную юридическую, экономическую и техническую основу. Чтобы полностью реализовать эти благоприятные условия, необходимо иметь хорошую научно-теоретическую базу, на которую опирались бы научно обоснованные рекомендации и квалифицированные практические действия экологически грамотных специалистов. Создать такую основу, дать рекомендации и принять участие в этой работе — задача советских ботаников. В этом заключается их профессиональный и гражданский долг.

2. Ботанические учреждения Союза и союзных республик своевременно и активно развернули свою деятельность в новых благоприятных условиях, созданных решениями Партии и Правительства по охране природы и окружающей среды, и в короткий срок выполнили большую работу по научному обоснованию многих мероприятий на всех трех генеральных направлениях охраны растительного мира — по обоснованию путей и способов рационального использования растительных ресурсов, по использованию растительного мира для оптимизации техногенных ландшафтов, для непосредственной охраны редких и ценных видов растений и уникальных растительных сообществ.

3. Надо ясно сознавать, что выполненные советскими ботаниками за 5 лет исследования положили лишь начало решению большой и сложной, разветвленной проблемы ОРМ. Необходимы дальнейшее углубление и расширение этих работ на широкой теоретической основе в плановом порядке.

ЛИТЕРАТУРА

Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР. (1976). — Банников А. Г., А. К. Рустамов. (1977). Охрана природы. — Боч М. С., А. С. Карпенко. (1977). Семинар-совещание «Охрана природы нечерноземной зоны РСФСР в связи с ее мелиорацией». Бот. ж., 62, 1. — Боч М. С., В. В. Мазинг. (1973). Список болот европейской части СССР, нуждающихся в охране. Бот. ж., 58, 8. — Воронцов А. И., И. З. Харитонова. (1977). Охрана природы (учебное пособие для лесотехнических вузов). 2-е изд. — Второе Всесоюзное сове-

щание по лесной типологии. (1973). Красноярск, сентябрь 1973 г. Тез. докл. Красноярск. — Карта охраны растительного мира нечерноземной зоны РСФСР. (1979). М. 1 : 1 500 000. — Колесников Б. П. (1976). Проблемы охраны растительного мира. Журн. общ. биолог., XXXVII, 5. — Колесников Б. П., А. М. Семенова-Тян-Шанская, С. А. Дыренков. (1977). Охрана растительного мира на XII Международном ботаническом конгрессе. Бот. ж., 62, 12. — Колесников Б. П., А. М. Семенова-Тян-Шанская, С. М. Стойко, В. Н. Тихомиров. (1974). Актуальные вопросы охраны растительного мира. Бот. ж., 59, 10. — Красная книга. Дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. (1975). — Лавренко Е. М. (1971). Об охране ботанических объектов в СССР. В кн.: Вопросы охраны ботанических объектов. Л. — Лавренко Е. М., А. М. Семенова-Тян-Шанская. (1969). Программа-инструкция по организации охраны ботанических объектов. Бот. ж., 54, 8. — Парфенов В. И. (1978). Проблемы использования и охраны растительного мира Белоруссии. — Первое Всесоюзное совещание по проблемам районирования лесного фонда СССР, 15—17 марта 1977 г. (1977). Тез. докл. Красноярск. — Природные заповедные объекты Украинской ССР. (1977). М. 1 : 1 500 000. — Растительный мир охраняемых территорий. (1978). Рига. — Семенова-Тян-Шанская А. М. (1968). Всесоюзное Совещание по вопросам охраны ботанических объектов (Ленинград), 12—15 марта 1968 г. Бот. ж., 53, 6. — Семенова-Тян-Шанская А. М., М. С. Боч. (1978). О создании Секции охраны растительного мира в Научном Совете по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира». Бот. ж., 63, 6. — Семенова-Тян-Шанская А. М., Л. В. Табака. (1978). Первая Всесоюзная научная школа по охране флоры и растительности. Бот. ж., 63, 9. — Тахтаджян А. Л. (1976). Ботаника в современном мире. Президентский адрес, зачитанный на открытии XII Международного ботанического конгресса (Ленинград, 1975). Бот. ж. 61, 6. — Тезисы докладов V делегатского съезда Всесоюзного Ботанического общества. (1973). Киев. — Тезисы докладов VI делегатского съезда Всесоюзного Ботанического общества (Кишинев, 12—17 сентября 1978 г.). (1978). Секция I. Рациональное использование и охрана растительного мира.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 12 XII 1978.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.9 (494)

E. Landolt. Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der Eidg. Techn. Hochschule, Stiftung Rübel, in Zürich, 64 Heft, 1977, S. 203, 18 fr. (**Э. Ландольт.** Экологическое индикаторное значение швейцарской флоры, 1977)

T. A. RABOTNOV. *E. LANDOLT.* ECOLOGICAL INDICATIVE SIGNIFICANCE OF SWISS FLORA. 1977

В книге в табличной форме охарактеризованы в экологическом отношении 3364 вида сосудистых растений, 45 важнейших видов мхов, включая 4 вида печеночников, и 3 вида лишайников флоры Швейцарии. Для каждого вида по пятибалльной шкале указано его отношение к увлажнению, реакции почвы, обеспеченности элементами минерального питания, содержанию в почве органического вещества, механическому составу почвы, освещению, температурному режиму, континентальности климата. Помимо того, для каждого вида отмечены его отношение к засоленности почвы (встречается вид на засоленных почвах или не встречается) и жизненная форма.

Шкала увлажнения включает, помимо балловой оценки, дополнительные обозначения, характеризующие отношение видов к переменности увлажнения, к затоплению, к произрастанию в воде. При характеристике отношения растений к реакции почвы, богатству почвы, содержащимся в ней органическим веществам введен значок, указывающий на индифферентность видов к этим условиям. Пользуясь шкалами на основании описаний растительности, можно определить условия среды, в которых существует данный фитоценоз. Это осуществляется следующим образом. Отметки участия растений в фитоценозе по шкале Браун-Бланке изменяются: отметка x принимается за единицу, отметка 1 — за 2, отметка 3 — за 4, отметка 4 — за 5, отметка 5 — за 6. Эти цифры множатся на цифры, характеризующие отношение соответствующего вида к определенному экологическому фактору (по пятибалльной системе). Полученные произведения суммируются, сумма делится на сумму отметок участия видов в ценозе. В итоге получается балл, означающий выраженность соответствующего экономического фактора в данных условиях. В многоярусных сообществах раздельно определяются условия произрастания растений, участвующих в образовании различных ярусов: древесного, кустарникового, травяного, мохового. Ярусы выделяются лишь в том случае, если общее покрытие образующих их растений превышает 10%.

Таким образом, методика составления шкал и определение по ним на основании описаний растительности условий произрастания растений сходны с использованными Элленбергом (Ellenberg, 1974). Различия заключаются в том, что в шкалы Ландольта включено отношение растений к механическому составу почвы и к содержанию в ней органического вещества, чего в шкалах Элленберга нет. В шкалах Ландольта растения характеризуются по их отношению к богатству почвы элементами мине-

рального питания, а в шкалах Элленберга — по их отношению к обеспеченности азотом; однако Ландольт отмечает, что «индекс питательных веществ» в его шкалах в основном отражает обеспеченность растений доступными формами азота. В шкалах Элленберга для обозначения реакции растений на отдельные условия произрастания в основном используется 9-балльная система (для увлажнения — даже 12-балльная), в шкалах Ландольта — 5-балльная. Ландольт осуществил раздельное поярусное определение условий произрастания. Это представляет интерес для определения условий освещения и теплового режима, но вряд ли пригодно для выяснения степени увлажнения, реакции почвы, ее богатства и др., так как усваивающие корни как высокорослых, так и низкорослых растений, входящих в состав различных ярусов, сосредоточены в основном в самом поверхностном горизонте почвы.

Ландольт справедливо подчеркивает, что отношение видов растений к отдельным экологическим факторам изменяется в зависимости от других условий произрастания, а также от конкурентных взаимоотношений видов в фитоценозах.

Опубликование Ландольтом и Элленбергом экологических шкал, включающих очень большое число видов (свыше 1500 в шкалах Элленберга и свыше 3000 в шкалах Ландольта), показывает, насколько далеко в Западной Европе продвинулась разработка проблемы использования растительности для выяснения условий, в которых существуют фитоценозы. Метод, разработанный Элленбергом и Ландольтом, дает возможность достаточно точно определить на основании описаний растительности условия среды. Полученные этим методом данные могут быть использованы для целей ординации и, по-видимому, для целей индикации условий произрастания растений. Ознакомление со шкалами Ландольта будет полезно для советских ботаников.

Включенные в таблицы 3364 вида составляют флору Швейцарии; среди них имеются и возделываемые растения и, по-видимому, натурализовавшиеся экзоты. В списке нет лишь некоторых апомиктических видов *Rubus*, по которым отсутствуют экологические данные, не полностью приведены виды *Alchemilla*. Для каждого вида указана свойственная ему жизненная форма. При этом за основу принята система Раункиера. Выделены следующие жизненные формы: летнезеленые фанерофиты (деревья высотой более 4 м), вечнозеленые фанерофиты (деревья высотой более 4 м), летнезеленые нанофанерофиты (кустарники высотой от 0.4 до 4 м), вечнозеленые нанофанерофиты (кустарники высотой от 0.4 до 4 м), древесные хамефиты (кустарнички, высота одревесневших частей которых менее 0.4 м), травянистые хамефиты, эпифиты, гемикриптофиты, геофиты, терофиты (перезимовывают в виде семян); терофиты/гемикриптофиты в теплых регионах и в благоприятные годы ведут себя как терофиты, в Швейцарии большей частью они двулетники, реже, в холодных местоположениях — многолетники, гидрофиты. Ландольт отмечает, что многие виды в зависимости от условий произрастания могут переходить из одной жизненной формы в другую, например многие гемикриптофиты и геофиты в мягкие зимы в защищенных местах ведут себя как хамефиты.

Используя данные Ландольта, мы определили спектр жизненных форм флоры Швейцарии. Он оказался следующим (в %): гемикриптофиты — 41.7, геофиты — 14.9, терофиты — 14.3, терофиты/гемикриптофиты — 9.3, травянистые хамефиты — 7.6, летнезеленые нанофанерофиты — 3.8, летнезеленые фанерофиты — 2.6, гидрофиты — 2.5, древесные хамефиты (кустарнички) — 2.3, вечнозеленые фанерофиты — 0.5, вечнозеленые нанофанерофиты — 0.5. Таким образом, для флоры Швейцарии характерно преобладание травянистых растений, особенно гемикриптофитов. Большое значение во флоре Швейцарии имеют однолетники и двулетники (общее число их превышает 800 видов). Число двулетников (включая озимые однолетники) достаточно велико. Два вида — *Viscum album* и *Loranthus europaeus* — отнесены к эпифитам, что нельзя признать правомерным, так как они — полупаразиты, а к эпифитам относят виды, живущие на растениях или в их отмерших внешних тканях, не поглощающие воду и элементы минерального питания из их живых органов (Barkman, 1969). Очевидно, что полупаразитные растения, поселяющиеся на деревьях, следует относить к особой жизненной форме — эпиполупаразитов.

Судя по данным Ландольта, в Швейцарии некоторые семейства целиком или почти целиком представлены геофитами. К ним относятся *Orchidaceae*, *Iridaceae*, *Amaryllidaceae*, *Liliaceae*, *Ophioglossaceae*, *Sparganiaceae*, *Typhaceae*, *Orobanchaceae*. Хамефитов особенно много среди видов *Lycopodiaceae* (100%), *Crassulaceae* (68%), *Saxifragaceae* (67%), *Caryophyllaceae* (41%).

ЛИТЕРАТУРА

B a r k m a n J. J. (1969). Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. Assen. — E l l e n b e r g H. (1974). Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas. Scripta geobotanica. Bd. 9. Göttingen.

Т. А. Работнов.

Московский государственный университет.

Получено 21 IV 1978.

УДК 019.941 : 002.01 : (083.81) : 576.16 : 581.9 (7)

A provisional checklist of species for Flora North America (revised). Ed. by S. G. Shetler and L. E. Skog. Missouri Botanical Garden, 1978, XIX+199 p. **Предварительный список видов для «Флоры Северной Америки» (пересмотренный).** Ред. С. Г. Шетлер и Л. Е. Ског. Бот. сад Миссури, 1978, XIX+199 с.

L. I. M A L Y S H E V. (A REVIEW)

Рецензируемый список представляет собой первый том серии «Монографии по систематической ботанике Ботанического сада Миссури» («Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden», vol. 1). Одновременно это — 84-е сообщение по программе «Флора Северной Америки» («Flora North America Report-84»). Обзор программы опубликован нами ранее (Малышев, 1974).

Работа состоит из «Предисловия», написанного председателем Программного совета по «Флоре Северной Америки» (ФСА) (она является частью более общей международной программы «Человек и биосфера») П. Г. Рейвеном (P. H. Raven); из написанного директором программы С. Г. Шетлером (S. G. Shetler) «Введения», собственно «Предварительного списка видов» и «Приложения», которое включает указатель опубликованных справочных материалов по флоре Северной Америки, указатель рецензентов списка, перечень семейств с приведением для каждого из них числа родов и видов, а также образцы бланков для регистрации флористических материалов.

«Предварительный список видов» (с. 1—186) обработан на компьютере. Он отражает состояние на апрель 1973 г. для сосудистых растений Северной Америки к северу от границы между Мексикой и США, включая Аляску, Канаду и Гренландию, но без учета флоры островов Карибского моря и Гавайских. Как подчеркивает во «Введении» С. Г. Шетлер, список носит сугубо предварительный характер. В качестве исходного материала он призван содействовать выполнению программы ФСА и подлежит корректировке совместными усилиями большого круга ботаников, что легче всего может быть достигнуто при условии его предварительного опубли-

кования. По существу это список видов растений под действующими названиями, а не номенклатурный перечень, поэтому синонимика полностью исключена.

Первый вариант списка (Shetler, Meadow, 1972) был опубликован в небольшом количестве экземпляров для рабочего пользования с целью общей оценки таксономического разнообразия. Одновременно компьютер произвел тогда вариант списка с дополнительными сведениями, содержащимися в банке данных. Работа в целом была приостановлена в 1973 г. из-за прекращения финансирования программы. Однако мероприятия по охране природы, в частности принятие в США федерального и в ряде случаев местного законодательства о находящихся на грани вымирания или в потенциально угрожаемом состоянии видах растений, сделали очевидной нужду в откорректированном списке растений.

Проект по охране флоры — это результат общих флористических исследований. Со времени опубликования первого варианта списка в 1972 г. на него поступили многочисленные запросы. За основу списка был принят «Национальный перечень научных названий», опубликованный Управлением по охране почв Департамента сельского хозяйства США в итоге компиляции данных более 30 «Флор», «Определителей» и «Списков» растений США («National List of Scientific Plant Names», 1971). Отпечатанный на ленте компьютерный вариант этого перечня автоматически сличен с лентой, содержащей отредактированные названия семейств и родов по программе ФСА. Было признано целесообразным исключить синонимы, таксоны внутривидового ранга и культивары, а также роды, эндемичные для островов Карибского моря и Гавайских. С сентября 1972 г. по январь 1973 г. и в меньшей мере в декабре 1977 г. различные специалисты были привлечены для корректировки списка; фамилии некоторых из них названы в «Приложении» к списку.

Список 1978 г. значительно отличается от опубликованного в 1972 г. Он содержит свыше 400 новых родов и около 1500 новых видов, в основном за счет учета флоры Канады (Boivin, 1967) и Гренландии (Böcher et al., 1968). Таким образом, он впервые охватывает всю территорию в рамках программы ФСА. Это позволило ориентировочно определить богатство флоры Северной Америки: 233 семейства, 2350 родов, 16 274 вида. По оценке С. Г. Шетлера, дальнейшее увеличение или уменьшение списка вследствие уточнений не превысит 10%. Для сравнения напомним, что сводка «Флора СССР» (1934—1964) содержит описания 17 510 видов растений (Бобров, 1963; Лавренко, 1965). Составленный С. К. Черепановым (1973) «Свод дополнений и изменений. . .» увеличил список видов СССР на 13%, в результате можно заключить, что во флоре СССР насчитывается около 20 тыс. видов высших сосудистых растений. В пяти томах сводки «Flora Europaea» (1964—1978) содержится 11 325 пронумерованных видов туземных и натурализовавшихся сосудистых растений, сверх того — 2350—2400 отличных от типа подвидов и более 500 апомиктических таксонов (Webb, 1978).

В соответствии с программой ФСА создание списка было задумано с самого начала как динамический процесс накопления и корректировки данных с использованием для этого компьютера, поэтому произведенные компьютером варианты списка всякий раз будут более полными и точными, чем периодически выходящие из печати.

С учетом динамичности списка в заключительной части «Введения» к рецензируемому нами варианту даны рекомендации будущим составителям.

Список содержит латинские названия семейств, родов и видов. Для каждого вида указан автор или авторы названия. В кодовой форме отмечены характеристика растения, районы распространения, библиографические источники. Гибридные виды помечены знаком умножения.

Характеристика растения включает следующие указания: однолетнее, двулетнее или многолетнее, туземное или интродуцированное, выступающее из воды, плавающее, погруженное или эпифитное, паразитическое, сапрофитное или суккулентное; для травянистых — трава, злак или злаковидное (осока и пр.); для деревянистых — полукустарник, кустарник, дерево или деревянистая лиана; для папоротникообразных — плаун (либо плаунок), папоротник, древесный папоротник, хвощ, полушник, марсилея (либо пилулария) или водный папоротник (азолла, сальвиния).

Принято 19 районов распространения. Они условно обозначены цифрами или отдельными буквами, представляют собою естественные группировки штатов или провинций и не всегда отражают административные границы. Лишь Аляска и Гренландия выделены как отдельные районы.

Кодовые названия библиографических источников, на основе которых тот или иной вид растений приведен в списке, разъяснены в «Приложении».

В списке воспроизведены не все данные из содержащихся в информационно-поисковой системе компьютера, соответствующей формату «Перечень названий видов». В будущем предполагается использовать расширенный формат под названием «Перечень названий таксонов», который будет включать указания статуса эндемиков, культивируемого и угрожаемого состояния, жизненной формы, местного названия и лиц, содействовавших обработке данных для банка.

Судя по «Приложению» к списку, наиболее богаты видами во флоре Северной Америки (их число указано нами в скобках вместе с процентным выражением) следующие семейства:

1. *Compositae* (*Asteraceae*, 2233 — 13.72%)
2. *Gramineae* (*Poaceae*, 1478—9.08%)
3. *Leguminosae* (*Fabaceae*, 1224 — 7.52%)
4. *Cyperaceae* (718 — 4.41%)
5. *Scrophulariaceae* (632 — 3.88%)
6. *Rosaceae* (579 — 3.56%)
7. *Cruciferae* (*Brassicaceae*, 511 — 3.14%)
8. *Polygonaceae* (413 — 2.54%)
9. *Liliaceae* (391 — 2.40%)
10. *Labiatae* (*Lamiaceae*, 320 — 1.97%)
11. *Umbelliferae* (*Apiaceae*, 319 — 1.96%)
12. *Boraginaceae* (304 — 1.87%)
13. *Ranunculaceae* (294 — 1.81%)
14. *Caryophyllaceae* (288 — 1.77%)
15. *Saxifragaceae* (261 — 1.60%)
16. *Onagraceae* (248 — 1.52%)

Для сравнения приведем перечень главных семейств флоры Советского Союза (в скобках указано процентное содержание в них видов от общего флористического богатства страны — Малышев, 1972):

1. *Compositae* (20.04)
2. *Leguminosae* (10.35)
3. *Gramineae* (5.63)
4. *Labiatae* (5.31)
5—6. *Cruciferae* (4.23)
5—6. *Umbelliferae* (4.23)
7. *Rosaceae* (4.01)
8. *Liliaceae* (3.65)
9. *Caryophyllaceae* (3.54)
10. *Scrophulariaceae* (3.44)
11. *Cyperaceae* (3.04)
12. *Ranunculaceae* (2.93)
13. *Boraginaceae* (2.02)
14. *Chenopodiaceae* (1.99)
15. *Polygonaceae* (1.63)

Сходный с этим спектр главных семейств свойствен флоре Европы (в скобках указано число видов по данным Вебба — Webb, 1978, и процентное выражение):

1. *Compositae* (1336 — 11.80%, кроме того, 290 таксонов в апомиктических родах)
2. *Gramineae* (880 — 7.77%)
3. *Leguminosae* (840 — 7.42%)
4. *Caryophyllaceae* (655 — 5.78%)
5. *Cruciferae* (649 — 5.73%)
6. *Scrophulariaceae* (515 — 4.55%)
7. *Labiatae* (452 — 3.99%)
8. *Umbelliferae* (431 — 3.81%)
9. *Liliaceae* (371 — 3.28%)
10. *Ranunculaceae* (310 — 2.74%)

11. *Rosaceae* (263 — 2.32%, кроме того, 211 таксонов в апомиктических родах)
12. *Boraginaceae* (262 — 2.31%)
13. *Cyperaceae* (260 — 2.30%)
14. *Rubiaceae* (234 — 2.07%)
15. *Campanulaceae* (211 — 1.86%)
16. *Chenopodiaceae* (158 — 1.40%)

Сравнительно с Европой или Советским Союзом во флоре Северной Америки велика роль *Cyperaceae*, *Scrophulariaceae*, *Saxifragaceae*, *Onagraceae*, а также *Malvaceae* (213 видов), *Cactaceae* (181 вид), *Solanaceae* (129 видов), *Nyctaginaceae* (104 вида), но зато сравнительно мала роль таких семейств, как *Caryophyllaceae* и *Chenopodiaceae*.

Создание предварительного списка видов призвано стимулировать дальнейшее осуществление программы ФСА, которая требует усилий многих специалистов в период создания банка данных, но впоследствии сулит большие выгоды. Он может быть полезным также в деле освоения растительных ресурсов и охраны редких и вымирающих видов растений, а также при анализе структуры флоры районов североамериканского субконтинента. Аналогичный аннотированный список флоры Советского Союза был бы весьма полезным, особенно если принять во внимание, что первые тома «Флоры СССР» (1934—1964) устарели еще до завершения всего издания.

Наряду с рецензируемым списком предполагается опубликование другого перечня сосудистых растений Северной Америки, подготовленного в течение 5 лет комитетом «Биота Северной Америки» (BONAS) совместно с Программным советом по ФСА и Ботаническим садом Северной Каролины («Proposed publication of a checklist of the vascular flora of North America», 1978). Перечень охватывает флору туземных и натурализовавшихся сосудистых растений субконтинента к северу от Мексики, включает также Гренландию, Пуэрто-Рико, Виргинские и Гавайские острова. Первый том содержит около 60 тыс. признаваемых в настоящее время названий и синонимов. Второй том будет содержать карты ареалов. Все данные предполагается компьютеризировать в виде автоматической информационно-поисковой системы Университета Северной Каролины.

ЛИТЕРАТУРА

Бобров Е. Г. (1963). Состояние и перспективы изучения отечественной флоры. Бот. ж., 48, 12. — Лавренко Е. М. (1965). Большое достижение советской ботаники. (К окончанию издания «Флора СССР»). Изв. АН СССР, сер. биол., 1. — Малышев Л. И. (1972). Флористические спектры Советского Союза. В кн.: История флоры и растительности Евразии. Л. — Малышев Л. И. (1974). *Рец.* Руководство для составителей «Флоры Северной Америки», 1 и 2. Бот. ж., 59, 5. — Флора СССР. (1934—1964). Тт. 1—30. — Черепанов С. К. (1973). Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР» (тт. I—XXX). — Böcher T. W., K. Holmen, K. Jakobsen. (1968). The Flora of Greenland. — Boivin B. (1967). Enumération des plantes du Canada. — Flora Europaea. (1964—1978). Vols. 1—5. — National List of Scientific Plant Names. (1971). Soil Conservation Service, Lincoln, Nebrasca. — Proposed publication of a checklist of the vascular flora of North America (an advertisement). (1978). Taxon, 27, 2—3 : 315. — Shetler S. G., H. R. Meadow (eds.). (1972). A provisional checklist of species for Flora North America. (Fl. N. Amer. Rep. 64). — Webb D. A. (1978). Flora Europaea — a retrospect. Taxon, 27, 1 : 3—14.

Л. И. Малышев.

Центральный сибирский ботанический сад
СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 5 IX 1978.

УДК 019.941 : 002.01 : 634.948

В. В. Петров. Мир лесных растений. «Наука», М., 1978, 168 с., тираж 300 000, ц. 55 к.

E. P. MATVEYEVA. *V. V. PETROV.* THE WORLD OF FOREST PLANTS

Вышла в свет еще одна научно-популярная книжка В. В. Петрова. Она посвящена в основном растениям лесов Подмосковья. Содержание этой книги перекликается с опубликованной ранее тем же автором книгой «Из жизни зеленого мира» (1975, издательство «Мысль»). Книга «Мир лесных растений» заметно отличается от предыдущей. Материал здесь расположен не по временам года, а по жизненным формам: деревья, кустарники, кустарнички, травянистые растения, мхи лишайники, слизевики. Во вводном разделе «Что такое лес» они описываются как часть лесного биогеоценоза.

В отличие от предыдущей книги здесь для всех растений приведены русские и латинские названия, вместо плохих цветных иллюстраций помещены хорошие черно-белые рисунки (44 фотографии) растений, правильно передающие их особенности.

В разделе «К читателю» (с. 3—4) сообщается, что леса занимают $^1/_3$ территории СССР. Отмечаются значение лесов в жизни человеческого общества и необходимость охраны леса как целого и отдельных, особенно редких и исчезающих видов растений, занесенных в «Красную книгу».

Раздел «Что такое лес» (с. 5—17) вводит читателя в сложный мир лесного биогеоценоза. Рассмотрены различные типы взаимоотношений между растениями разных ярусов, такие как конкуренция, взаимопомощь, паразитизм, сапрофитизм, симбиоз и др.

Следующий раздел «Деревья» (с. 17—61) посвящен эдификаторам леса. В нем сообщается о жизни и особенностях роста и развития сосны. Обращено внимание на вредное влияние газов (особенно сернистого) на сосну и другие хвойные породы, а также на дуб, липу, клен, березу, осину, ольху серую.

Для сосны отмечена опасность повреждения ее верхних побегов лосями; говорится о чувствительности всходов и молодняка ели к низовым пожарам. Рассказано о сокращающейся площади дубрав, об ухудшении жизненности дуба в более суровом климате восточной части его ареала. Говоря о возрасте отдельных дубов-великанов, автор приводит цифры для Западной Европы — 1500—2000 лет, а для Подмосковья — лишь около 800 лет. Вероятно, под Москвой просто не сохранились более старые деревья, как, например, в Литве, где имеется охраняемый дуб возраста 1500—1800 лет (Матвеева, 1964). Автор подчеркивает живучесть дуба, его способность давать поросль из спящих почек при разных повреждениях. Рассказано о строении древесины (ядра, заболони), об обычных и «ивановых» побегах и других особенностях этого замечательного дерева.

Не менее интересно и разносторонне охарактеризованы и другие древесные породы.

Из кустарников (с. 62—77) уделено внимание орешнику, жимолости, крушине, бересклету, можжевельнику, бузине, волчьему лыку, малине. Отмечены содержание крахмала, 60% растительного жира и витаминов А и В в плодах орешника; прочность древесины жимолости; лекарственное значение коры и плодов крушины; декоративность листьев и плодов бересклета осенью; лекарственные свойства калины и ядовитые у волчьего лыка; медоносность и вкусовые качества малины, а также возможность использования шишко-ягод можжевельника в медицине и пищевой промышленности и др.

Из кустарничков (с. 78—87) охарактеризованы черника, брусника, толокнянка, линнея северная, вереск. Рассказано об особенностях их морфологии, возрасте листьев и клонов, использовании в народном хозяйстве и медицине.

В разделе о травянистых растениях (с. 87—125) рассмотрены кислица обыкновенная, майник двулистный, воронец колосистый, перелеска, плаун, копытень и др. Отмечены способность долей листа кислицы складываться и поникать от легкого удара подобно недотроге; ядовитость плодов майника для человека, но поедание их без вреда птицами. Рассказано о готовности еще с осени бутонов перелески к цветению. Сообщается о почках и цветках-невидимках у копытеня, цветущих под опавшей листвой рано весной.

Говоря об осоках, автор пишет: «есть они, как ни странно, даже в пустынях» (с. 106). Странного в этом ничего нет: для некоторых пустынь,

например, осока вздутая *Carex physodes* очень характерна и используется даже при классификации растительности.

Характеризуя сныть, автор ограничивает ее ареал дубравами, не говоря, что как дубравный элемент она широко распространена в хвойно-широколиственных, хвойных (еловых), осиновых и сероольховых сообществах, особенно на полянах и опушках.

Только в дубравах рассматривается и ветреница лютиковая, также распространенная много шире. Рассказано о двух типах цветков фиалки удивительной: весенних — красивых, душистых пустоцветах и летних — незаметных клейстогамных, приносящих плоды. Обращено внимание на изменение окраски цветков медуницы неясной в процессе цветения вследствие преобразования в них красящего вещества — антоциана.

Интересно рассказано о поллинариях, способах опыления и расселения любки двулистной, а также о необходимости ее охраны как редкого растения.

Не забыты хвощи и папоротники (с. 87—130). Отмечено, что вайи кочедыжника женского и некоторых других папоротников бывают свернуты наподобие воронки, называемой фужером, что в переводе с французского и значит — папоротник. А кочедыжником его называют за сходство кривого острия у основания черешка листа (вайи) со старинным ремесленным инструментом, которым плели лапти — кочедыком. Сказано и о способах размножения папоротников, а также об их практическом использовании.

Дана интересная характеристика мхов (с. 130—140) как простейших высших растений, приведены особенности их строения, роста, развития и жизнедеятельности.

Говоря о лишайниках (с. 140—150), автор отмечает их «чуткость» к загрязнению воздуха, особенно сернистым газом. Их обилие и пышность развития — признак чистого воздуха. Рассказано о многообразии их форм и ценности для человека (леканора съедобная, или «манна небесная») и животных (кладония, или «олений мох», и др.). Но, рассказывая об уснеи густобородой, автор не упомянул о ее значении в медицине. Выделенная из этого растения натриевая соль усниновой кислоты (в масле, бальзаме или спирте) способствует заживлению ран.

О грибах (с. 150—162) сказано, что число их видов достигает 70 тыс. По размерам, морфологии, составу и свойствам они очень разнообразны. Одни из них съедобны, из других получают яды, ферменты и пр.

Отведено в книге место и миксомицетам (с. 162—164). Из них многим известен слизевик, вызывающий заболевание капусты — так называемая «капустная кила».

В «Заключении» (с. 165—166) автор дает общую картину жизни леса и призывает читателей к бережному отношению к растениям.

Прорецензированная научно-популярная книжка, как и все ранее опубликованные автором, заслуживает самого лестного отзыва. В популярной форме она доносит до широкого круга читателей научные данные о растениях и сообщает массу оригинальных сведений, отсутствующих в научных изданиях. Эти сведения заставляют внимательно приглядываться к растениям, отыскивая в них новое. Все это способствует развитию заинтересованности, любви и бережного отношения к растениям.

Е. П. Матвеева.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 13 V 1978.

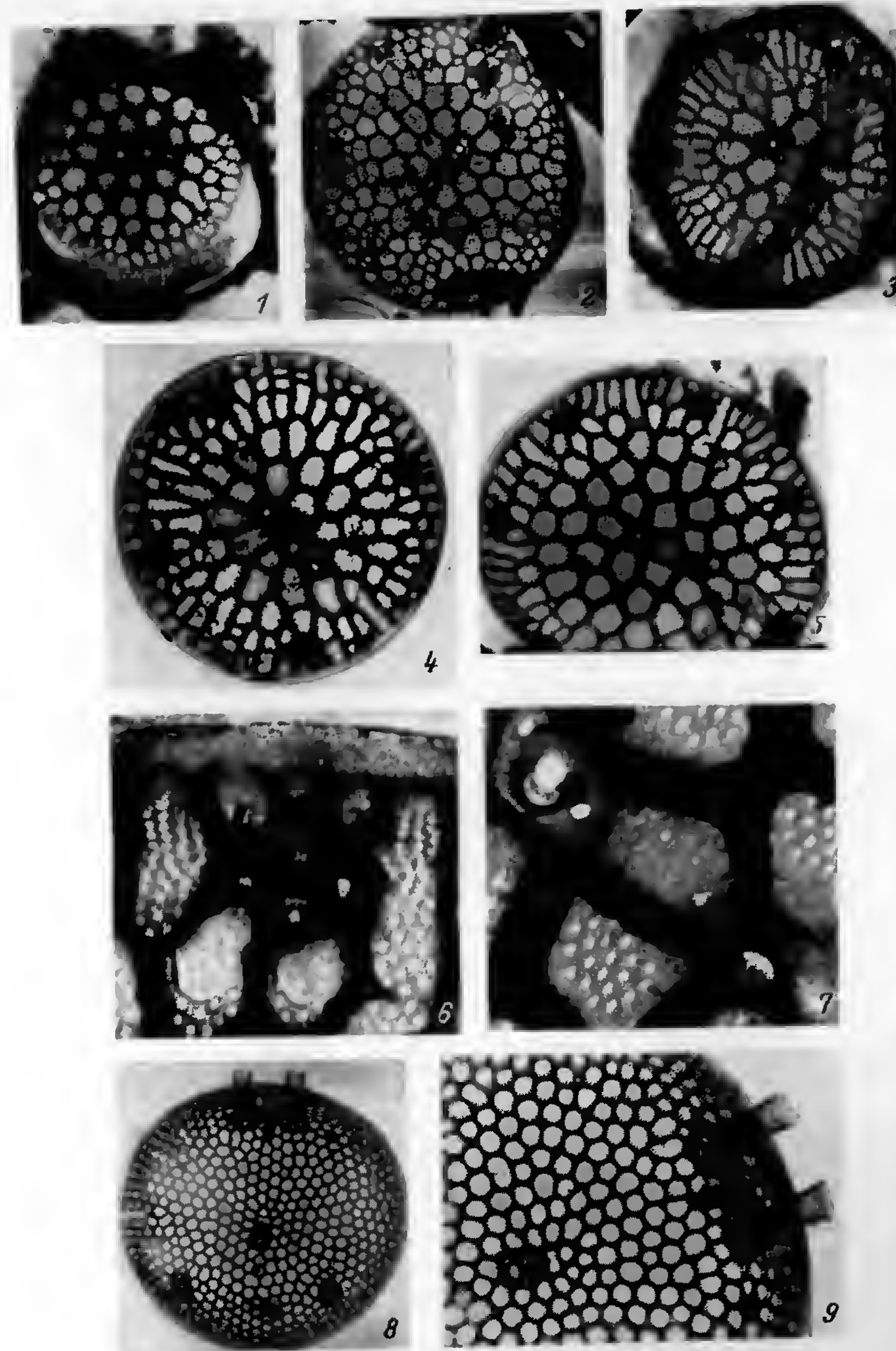


Рис. 1.

1—7 — *Thalassiosira proschkinae* Makar. (ТЭМ). *1* — Азовское море, створка, ×9600; *2* — Каспийское море, створка, ×10 000 (микрофотография Н. И. Караевой); *3—7* — оз. Аджикабул, *3—5* — структура створок, увел.: *3* — 12 000, *4* — 15 000, *5* — 14 000; *6* — краевой подпертый вырост, ×61 000; *7* — центральный подпертый вырост и щелевидный вырост, ×61 000; *8, 9* — *T. conferta* Hasle (ТЭМ), тундровое озеро, п-ов Таймыр: *8* — створка, ×3200; *9* — часть створки с двумя краевыми подпертыми выростами и одним щелевидным выростом между ними, ×7200.

Зак. 279

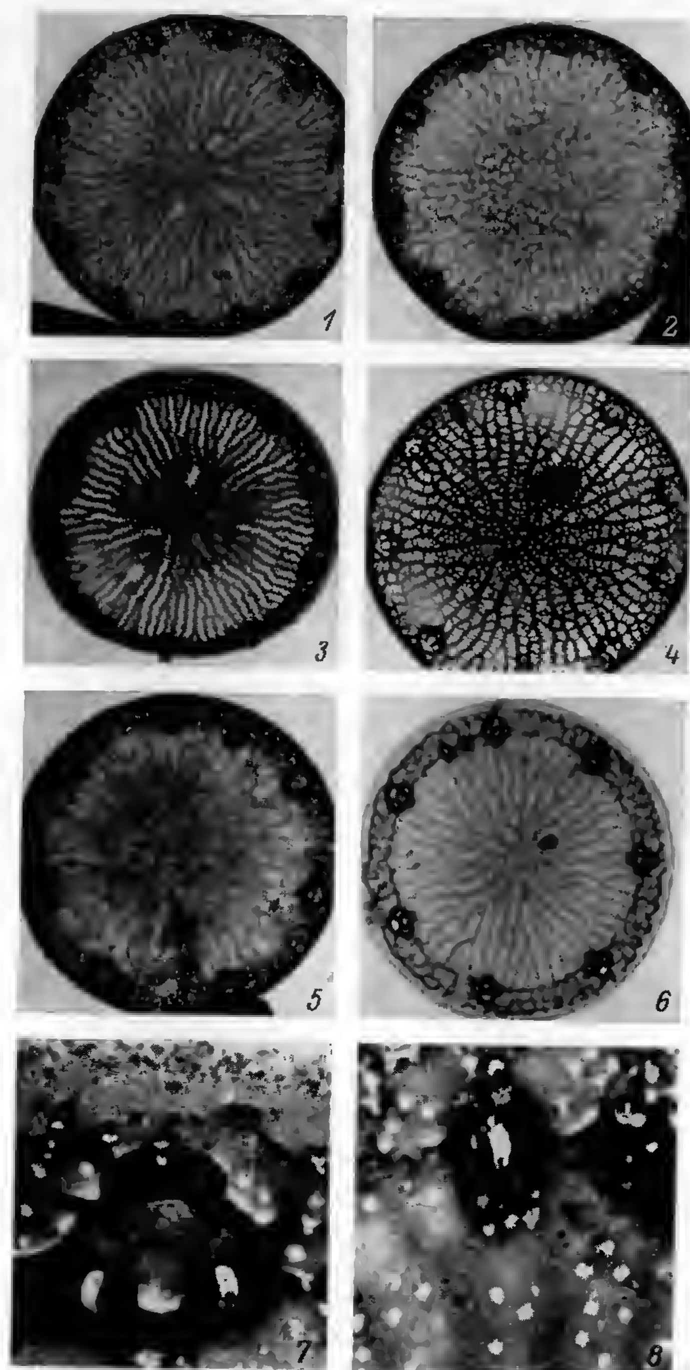


Рис. 2. *Thalassiosira pseudonana* Hasle et Heimdal (ТЭМ).

1, 2 — Иваньковское водохранилище, створки: *1* — ×12 500, *2* — ×14 000; *3, 4* — Саратовское водохранилище, створки: *3* — ×11 300, *4* — ×13 000; *5* — р. Сура, ×19 000; *6—8* — низовье Волги: *6* — створка, ×25 000; *7* — краевой подпертый вырост, ×91 300; *8* — щелевидный вырост, ×91 300.

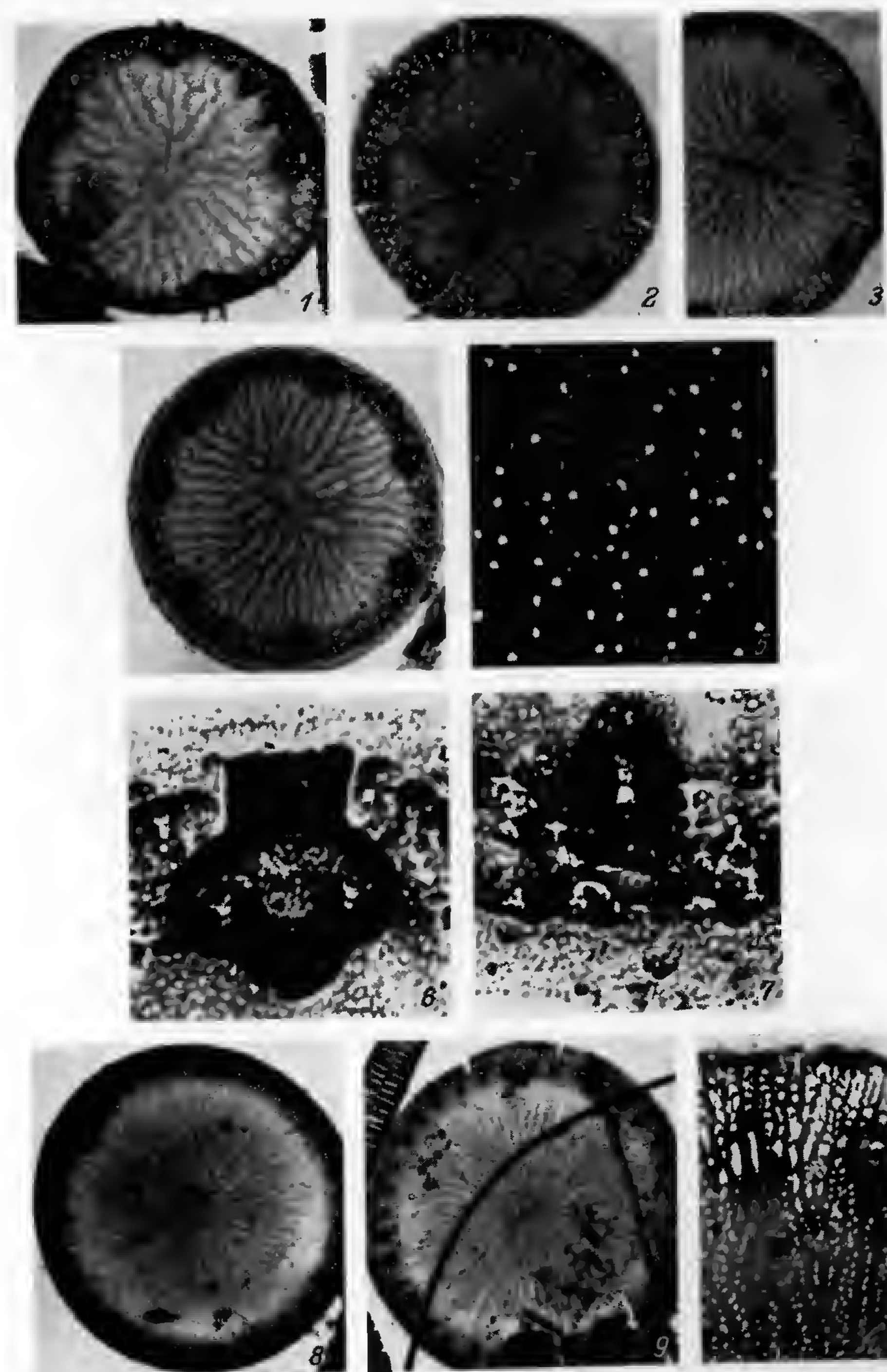


Рис. 3.

1—7 — *Thalassiosira pseudonana* Hasle et Heimdal (ТЭМ): *1* — оз. Севан, ×21 240; *2* — Пертозеро, ×10 300; *3* — оз. Соленый Ясхан, ×15 000 (микрофотография В. И. Михайлова); *4—7* р. Нил: *4* — створка, ×17 700; *5* — структура створки, ×77 000; *6* — краевой подпертый вырост, ×110 000; *7* — щелевидный вырост, ×110 000; *8—10* — *T. guillardii* Hasle (ТЭМ): *8* — Саратовское водохранилище, ×4000; *9, 10* — оз. Севан: *9* — створка, ×3400; *10* — щелевидный вырост, ×18 400.

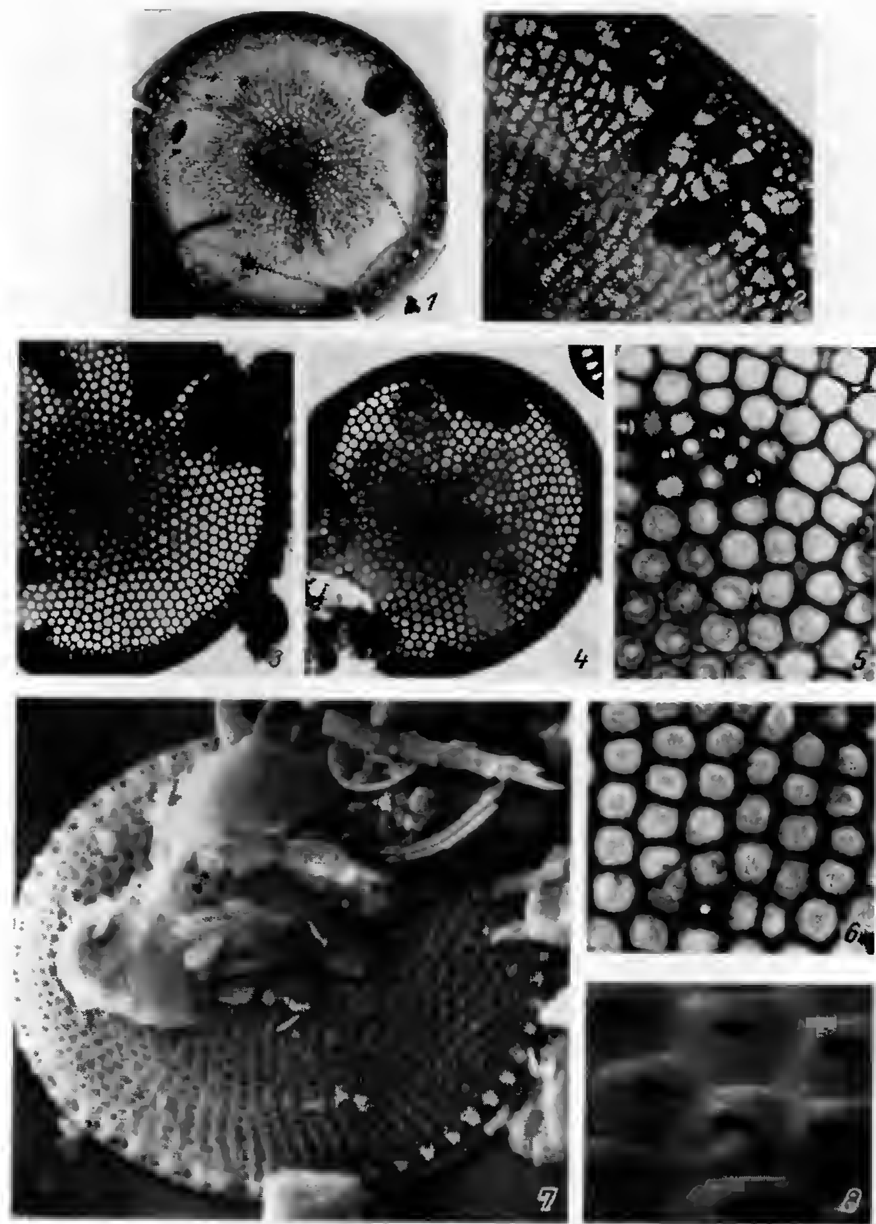


Рис. 4.

1, 2 — *Thalassiosira weissflogii* (Grun.) G. Fryxell et Hasle (ТЭМ). Иваньковское водохранилище: *1* — створка, ×3100; *2* — край створки, ×13200; *3—8* — *T. lacustris* (Grun.) Hasle var. *lacustris*: *3* — Низовье Волги, *4—6* — Пертозеро (ТЭМ), *7, 8* — осадки Белого моря (СЭМ); *3, 4* — створка, *3* — 2700, *4* — 2900; *5* — групповые подпертые выросты на 1/2 радиуса створки, ×11 500, *6* — одиночный подпертый вырост на 1/2 радиуса створки, ×11 500; *7* — створка с краевыми подпертыми выростами и группой подпертых выростов на 1/2 радиуса створки, ×2000; *8* — наружные отверстия локулярных ареол, ×22 000.

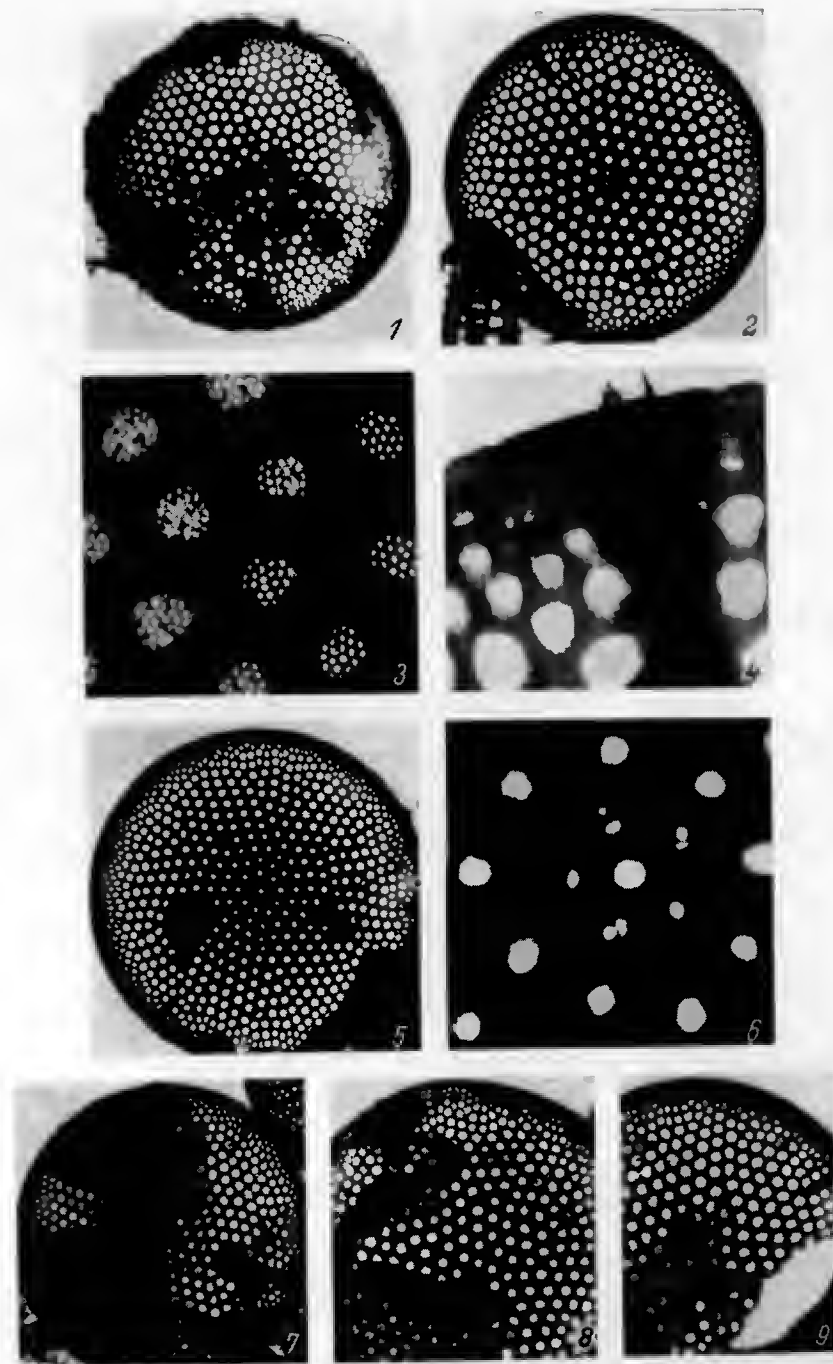


Рис. 5. *Thalassiosira incerta* Makar. (ТЭМ).

1—4 — Белое озеро: *1* — створка с пятью подпертыми выростами в центре. ×3400; *2* — створка с четырьмя подпертыми выростами в центре, ×4200; *3* — расположение пор на крибруме, ×2800; *4* — щелевидный вырост, ×27 500; *5, 6* — Саратовское водохранилище: *5* — створка с пятью подпертыми выростами в центре, ×2900; *6* — центр створки, ×21 000; *7* — низовье Волги, створка с четырьмя подпертыми выростами в центре, ×2600; *8* — Пертозеро, створка с четырьмя подпертыми выростами в центре, ×1300; *9* — р. Нил, створка с пятью подпертыми выростами в центре, ×3400.



Рис. 1.

1—3, 5, 6, 9 — *Anemia elongata* (Newb.) Knowlt. (*1* — экз. № 1039, *2* — экз. № 14, *3* — экз. № 1317, *5* — экз. № 1087, ×2.5; *6* — экз. № 31, *9* — экз. № 30); *4, 7* — *Lygodium* sp. (*4* — экз. № 1033а, *7* — экз. № 1900, ×2); *8* — *Asplenium? coloradense* Knowlt., экз. № 12а.

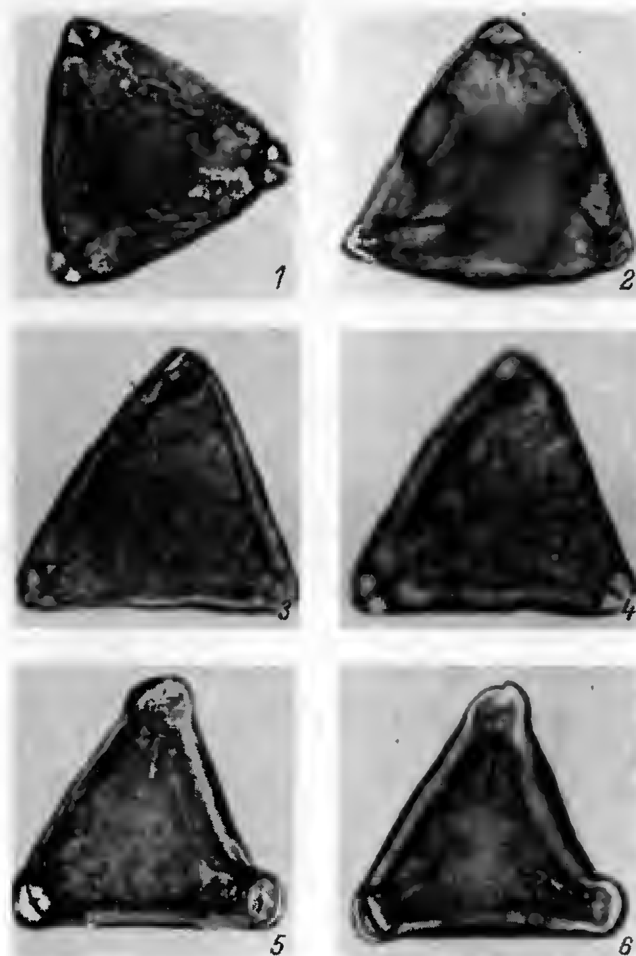
К статье В. В. Федотова, стр. 976



Рис. 3.

1 — *Athyrium lucidulum* Kom., современный вид, перо; *2* — *Pteris* sp., экз. N 16; *3* — *Hymenophyllaceae* gen. sp., экз. № 1584б; *4, 5* — *Sphenopteris* cf. *eocenica* Ettingsh. (*4* — экз. № 1819, *5* — экз. № 1727а); *6, 7* — *Dryopteris rajczichensis* Fedotov sp. nov. (*6* — экз. № 5, *7* — экз. № 19); *8* — *Asplenium? coloradense* Knowlt., экз. № 8; *9, 10* — *Sphenopteris rajczichensis* Fedotov sp. nov. (*9* — голотип, экз. № 1825; *10* — экз. № 1825, ×2.5).

К статье В. Ф. Тарасевич, стр. 984



1–4 — *Elaeagnus triangulata* Tarasevicz sp. nov.; *5, 6* — *Elaeagnus elaeagnoides* (W. Kr.) Tarasevicz comb. nov.

Vol. LXIV № 7

July, 1979

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

1 р. 50 к.

Индекс 70056

СОДЕРЖАНИЕ